ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

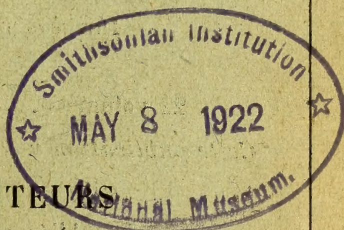
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME IV. — Nos 1 et 2



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS,
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1922

Ce fascicule a été publié en mars 1922.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 1 volume gr. in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. E.-L. Bouvier.

L'abonnement est fait pour 1 volume grand in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

France : 40 francs. — Union postale : 40 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),		30 vol.	(*Épuisée.*)
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie,	20 vol.	(*Rare.*)
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie,	20 vol.	450 fr.
(*Les années 1844 et 1853 sont épuisées.*)			
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
(*Les années 1854 et 1863 sont épuisées.*)			
Cinquième Série (1864-1874).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
Sixième Série (1875-1884).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
Septième Série (1885-1894).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Huitième Série (1895-1904).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Neuvième Série (1905-1915).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Dixième Série (1916-1920).	Tomes I, II, III et IV à		40 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879-1891).

22 volumes.............................. 440 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements... 50 fr. — Étranger.............. 60 fr.

Le Fascicule : 15 fr.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME IV



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1922

LES GRAPHIDÉES CORTICOLES

ÉTUDE ANATOMIQUE ET BIOLOGIQUE

Par **Georges BIORET**

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE D'ANGERS

INTRODUCTION. — HISTORIQUE PLAN DU TRAVAIL

Le présent mémoire n'est pas une « monographie » des Graphidées françaises. L'auteur espère que quelques-uns des faits mis en évidence par lui ne seront pas inutiles à une entreprise de ce genre ; mais l'élaboration complète de cette entreprise n'est pas une simple question d'anatomie, d'étude de collections et de recherches de laboratoire ; elle nécessite des observations sans nombre sur le vif, et le succès de ces observations dépend, pour une bonne part, d'heureuses rencontres dont le hasard est souvent le maître ; elle nécessite peut-être, en outre, des cultures artificielles dont la technique reste à faire et dont la durée, suivant toute prévision, doit être très longue : autant d'excuses que l'auteur présente aux lichénologues désireux de « débrouiller » cette famille difficile. Ils y trouveront toutefois une tendance à réduire au rang de formes stationnelles bon nombre de variétés, de sous-espèces et même d'espèces, qui pullulent dans les meilleurs auteurs. Le simple examen des caractères extérieurs a conduit à multiplier les noms, au grand désespoir des débutants et même des initiés. Déjà Dufour, en 1817, quelques années seulement après la publication du *Lichenologia universalis*, reprochait à Acharius, le « père de la Lichénologie », cette multiplication d'espèces : « Acharius, à force d'en avoir vu (des Lichens), d'en avoir étudié, s'est laissé en quelque sorte

embrouiller, et il a trop souvent décrit des individus (1). »

HUE (*18*, p. 96), après avoir classé ses échantillons de *Graphis sophistica* d'après LEIGHTON, est obligé d'avouer : « Après le classement de ces formes, il m'en est resté d'autres auxquelles il est impossible de donner un nom ; cette espèce est donc excessivement polymorphe. » Il ne s'est pas cru obligé pour autant de créer de nouveaux noms : qui lui en fera un reproche? Ma conviction est que, chez les Lichens, de nombreux caractères qu'on regardait comme spécifiques ne sont que des produits de réaction du milieu. C'est d'ailleurs une croyance qui se fait jour de plus en plus dans les travaux récents de divers auteurs, parmi lesquels je me contenterai de citer KAJANUS (*19*). Celui-ci ne voit, par exemple, dans les variétés sorédiées et isidiées de nombreux Lichens, que des formes individuelles, dues à la station humide et ombragée. Au début de son mémoire, il cite une phrase de FINK, à laquelle je me rallie tout à fait : « On ne gagne rien, semble-t-il, à pousser à l'extrême la méthode de refente, sans étude biologique. »

Le but premier de mes recherches a été l'étude de la structure des Lichens hypophléodes en général, c'est-à-dire de ces Lichens crustacés d'écorce dont le thalle est plus ou moins entièrement confondu avec les couches externes de l'écorce. La famille des Graphidées a été abordée la première, comme renfermant un grand nombre de représentants de ce type : l'abondance de matériaux et de faits m'a conduit à m'y cantonner. La détermination des espèces nécessitant avant tout l'examen de la fructification, j'en ai tiré quelques remarques publiées ailleurs (*4*) ; j'aurai encore ici l'occasion de signaler quelques nouvelles observations sur le même sujet. Mais l'objet principal de mes recherches est resté le thalle des Lichens hypophléodes.

La littérature lichénologique est pauvre touchant le thalle des Lichens crustacés d'écorce et, en particulier, des Graphidées.

Les descriptions d'ACHARIUS (*1*) sont brèves et toute

(1) DUFOUR L., Lettre à Lapeyrouse, communiquée par ROUMEGUÈRE (*Bull. Soc. bot. fr.*, t. XIX, 1872, p. XLVII).

superficielles : *Crusta effusa*, *crusta determinata*,... *macula alba*, etc.

WALLROTH (*34*), dans sa volumineuse synthèse de l'*Histoire naturelle des Lichens*, lui en fait un très vif reproche : il l'accuse (p. 144) de ne s'être pas douté qu'il existe des gonidies dans ces taches et que la croûte considérée comme le thalle est en réalité un complexe de cellules de liège appartenant à l'écorce, d'hyphes et de gonidies appartenant au Lichen. Ce reproche n'est d'ailleurs qu'un des nombreux griefs de WALLROTH contre ACHARIUS, dont les travaux, affirme-t-il (p. XXXI seq.) sont une des causes de l'abandon où se trouve, en 1818, l'étude des Lichens. L'*Histoire naturelle des Lichens* est malheureusement écrite dans une langue vieillie, oratoire, à périodes immenses, qui en rend la lecture difficile aux Allemands eux-mêmes. De plus, l'ouvrage contient surtout des généralités, et même les exemples choisis ne sont pas étudiés en détail : il ne peut donc guère servir de guide pratique, ni être l'objet de critiques précises. C'est ici cependant (p. 140 seq.) qu'est introduite la notion de thalle (*blastema*), épiphléode ou hypophléode ; des Graphidées sont choisies ici et là comme exemples d'un type ou de l'autre : par exemple, *Graphis* (*Opegrapha*) *atra*, comme type de thalle toujours hypophléode ; *Graphis pulverulenta* comme type de Lichen d'abord hypophléode, puis épiphléode ; *Graphis* (*Opegrapha*) *varia*, *vulgata*, comme types de Lichens toujours épiphléodes. Il reste à WALLROTH le mérite d'avoir reconnu la nature exacte des « taches » des Lichens crustacés d'écorce, l'importance de l'état de l'écorce pour l'établissement du thalle, les raisons morphologiques de certains détails extérieurs, tels que la couleur blanche due à l'air emprisonné dans le thalle.

TULASNE (*33*) a consacré quelques lignes au sujet qui nous intéresse, la majeure partie de son travail étant consacrée à l'étude des organes reproducteurs dans l'ensemble du groupe des Lichens. Il décrit le thalle d'*Opegrapha atra* se développant dans les trois ou quatre couches externes de l'écorce et constitué par un complexe homogène de gonidies et d'hyphes ; le thalle d'*Arthonia galactites* réduit à quelques éléments dans

les couches les plus superficielles, dont la dissociation, facilitant l'introduction de l'air, donne à ce thalle son aspect d'un blanc éclatant.

De Bary (*7*) a donné quelques détails sur la structure des Lichens crustacés corticoles. Prenant comme exemple *Lecidea enteroleuca* Krb., il note (p. 252) la zone périphérique sans gonidies, la couche profonde s'enfonçant dans l'écorce d'une façon qui varie beaucoup suivant l'écorce habitée. Il étudie spécialement (p. 260 seq.) le thalle des Graphidées et en esquisse en quelques lignes le caractère chez *Graphis scripta*, par exemple, où le thalle très mince est toujours renfermé dans l'écorce et recouvert d'une ou plusieurs couches de liège ; il note la richesse de cette même espèce en cristaux d'oxalate de chaux. Pour lui, le thalle des diverses espèces étudiées ne présente pas de différences sensibles.

Schwendener (*30*), qui a édifié sa théorie sur l'étude du thalle des Lichens, a malheureusement arrêté ses recherches aux Lichens crustacés.

Bornet (*6*), dans son beau mémoire sur les gonidies des Lichens, ne s'est préoccupé que de la nature de celles-ci et de leurs relations avec les hyphes. Il fait ressortir (p. 12) l'identité des gonidies d'*Opegrapha varia* avec l'Algue libre *Trentepohlia* ; il indique, en passant, l'allure hypophléode du thalle, sans insister autrement sur sa structure et sur son développement : nulle part, en particulier, il n'émet l'opinion que lui prête Lindau, à savoir celle d'un pouvoir de dissolution et de perforation de l'Algue vis-à-vis des membranes cellulosiques ou subérifiées.

Le travail de Frank (*10*) est le premier qui pénètre vraiment dans le sujet ; encore le but principal n'est pas tant l'étude du thalle lui-même des Lichens crustacés corticoles que la manière dont se réalise la réunion de l'Algue et des hyphes pour constituer un thalle. Une demi-douzaine d'espèces seulement sont étudiées, parmi lesquelles *Arthonia vulgaris* Schœr. ; *A. epipasta* Krb. ; *Graphis scripta* Ach. L'Algue *Chroolepus* est l'objet de développements particuliers. Il distingue deux cas différents dans la réalisation d'un thalle : ou bien le tout premier développement nécessite la présence

des deux composants, et les gonidies du Lichen ont pour unique origine les Algues englobées dès le début ; ou bien de la spore naît d'abord un complexe purement mycélien, qui peut persister longtemps et continuer son développement sous cette forme incomplète ; incapable, en particulier, de fructifier, jusqu'au moment où il rencontre des Algues libres, qui sont alors incorporées et continuent à se multiplier dans le thalle. Le premier cas est le plus fréquent ; le second est réalisé chez *Opegrapha varia*, *Graphis scripta* et sans doute chez d'autres Lichens hypophléodes. Ce second type fait le passage avec certains Lichens inférieurs, tels que *Arthonia epipasta*, qui peut se développer et même fructifier en l'absence complète de gonidies : certains auteurs refusent d'y voir des Lichens ; ce n'est pas l'avis de Frank, qui y voit le degré extrême d'une association où les relations sont plus ou moins étroites. Dans le cours de ses descriptions, il affirme à plusieurs reprises l'activité perforante des gonidies *Trentepohlia* et des hyphes : le liège ne serait pas un obstacle à l'expansion des éléments du thalle, qui le traverseraient en tous sens comme un substratum homogène.

C'est surtout sur ce dernier point qu'ont porté les recherches de Lindau (*23*). Il en conclut très nettement que Frank a fait erreur et que ni les hyphes, ni les gonidies n'ont de pouvoir de perforation ou de dissolution : leur extension dans l'écorce suit la production de déchirures ou de décollements dus à des causes diverses. Un bon nombre d'espèces hypophléodes et épiphléodes sont étudiées en détail, parmi lesquelles *Graphis scripta*, *Arthonia radiata* ; Lindau y constate un thalle presque homéomère, offrant peu de différences d'une écorce à l'autre.

Reinke (*29*) a consacré plusieurs pages aux Graphidées ; mais, malgré le titre de son travail, la morphologie du thalle proprement dit n'y est point étudiée ; l'auteur n'a en vue que le problème des relations phylétiques et ne fait intervenir que les détails tirés de l'apothécie.

On voit donc, d'après ce court résumé bibliographique que l'étude anatomique du thalle des Lichens crustacés corticoles et, en particulier, des Graphidées, n'a, pour ainsi

dire, fait l'objet d'aucune recherche directe quelque peu généralisée. Ce fait est à opposer aux nombreuses recherches effectuées sur les Lichens crustacés saxicoles, telles qu'en ont publié BACHMANN (*2*, *3*), FRIEDERICH (*11*), FUNFSTUCK (*12-14*), LANG (*20*), STAHLECKER (*31*) et d'autres. La cause de cette différence doit-elle être cherchée dans l'attrait de la difficulté, ou dans la conviction, tirée d'un examen superficiel, que « tout se ressemble » dans le thalle des Lichens crustacés corticoles ? Je ne saurais le dire. Pour ma part, j'ai tiré, des recherches résumées dans ce travail, la conviction contraire que « tout ne se ressemble pas », et que l'etude de thalles aussi simples que ceux des Lichens hypophléodes est assez riche de faits anatomiques et biologiques pour mériter qu'on s'y attache.

Je ne définirai pas dès maintenant la notion d'hypophléodisme : cette notion ressortira d'elle-même dans le cours de mon étude. Provisoirement, considérons comme hypophléode un thalle dont les éléments, hyphes et gonidies, forment avec les couches superficielles de l'écorce un tout inséparable. Dans la première partie, je m'attacherai à donner les raisons anatomiques ou biologiques des caractères extérieurs du thalle.

Dans la seconde partie, je traiterai de l'anatomie intime du thalle et de ses relations avec le substratum : caractères généraux de la structure anatomique, variations de la structure avec les différentes espèces, avec le substratum et avec l'âge. La question de l'activité perforante des éléments du thalle vis-à-vis des membranes cellulaires de substratum y sera traitée par mode de conclusion.

Dans la troisième partie, je donnerai le résultat de mes observations touchant les organes de reproduction.

Ces recherches ont été faites au Laboratoire de Botanique de l'Université catholique d'Angers, aidées à leur début par les conseils et les encouragements de M. l'abbé HY, mon maître et mon prédécesseur, ainsi que de M. l'abbé HUE : j'ai le grand regret de ne pouvoir dédier ces pages qu'à la mémoire de ces savants, morts tous deux dans les derniers mois de la guerre.

PREMIÈRE PARTIE

CARACTÈRES EXTÉRIEURS DU THALLE

I. — Forme géométrique de la tache lichénique.

Le thalle des Lichens hypophléodes, en particulier des Graphidées, est ordinairement à contour elliptique, du moins quand il est isolé ; le grand axe de l'ellipse est horizontal, c'est-à-dire suit un cercle du tronc. Lindau (*23*, p. 8) ne donne pour raison de cette inégalité d'extension extérieure que « l'accroissement en épaisseur de l'arbre » : le thalle du Lichen serait donc simplement étiré transversalement, en même temps que l'écorce. Galloe (*16*, p. 138) accepte cette explication et oppose l'allure des Lichens corticoles à celle des Lichens lignicoles, dont le thalle s'étend suivant la direction des fibres du bois. La raison donnée par Lindau est certainement insuffisante, et le contraste signalé par Galloe n'est qu'apparent.

D'abord, même les jeunes thalles présentent cette allure elliptique ; le rapport des axes de l'ellipse devient très rapidement égal à 2/1 par exemple, dans une période où le diamètre et, par conséquent, la circonférence de l'arbre ne s'accroissent que dans une proportion beaucoup plus faible.

De plus, le rapport des axes varie considérablement avec les écorces ; il est souvent égal à 2/1, sur le Châtaigner, par exemple; mais sur le Houx, sur le Lierre, il se rapproche de 1/1, tandis que, sur le Cerisier ou le Bouleau, il peut atteindre 10/1 ; or la croissance du Bouleau n'est pas cinq fois plus rapide que celle du Châtaigner: le rapport inverse serait plus proche de la réalité.

Enfin l'inégalité de croissance du thalle suivant les deux axes est accompagnée d'une inégalité de croissance des lirelles. Sur le Houx, le Lierre, les lirelles, souvent, ne marquent pas de préférence pour une direction particulière ; sur le

Châtaigner, elles manifestent une préférence pour la direction transversale, parallèle au grand axe de la tache ; sur le Cerisier, le Bouleau, elles sont toutes droites, très allongées et parallèles entre elles, suivant la direction du grand axe : aspect très caractéristique, cause de dénominations telles que *Graphis recta*, *Opegrapha parallela*. Or ici, de toute évidence, on ne peut faire intervenir l'étirement de l'écorce : les lirelles ont une croissance terminale et non intercalaire.

Au contraire, tout s'explique à la fois, allongement du thalle et allongement des lirelles dans la même direction, différences d'allongement d'une écorce à l'autre, si on examine des coupes tangentielles des différents lièges : dans le Houx, les deux dimensions des cellules de liège sont souvent presque égales ; dans le Châtaigner et bon nombre d'autres écorces, elles sont sensiblement dans le rapport 2/1 ; dans le Cerisier, ce rapport est de 10/1. Le thalle du Lichen étant complètement renfermé dans le liège, la conclusion s'impose d'elle-même : la forme de la tache lichénique et la direction des lirelles dépendent des dimensions des cellules du liège (Pl. III, fig. 5 et 5 *bis* à 8 et 8 *bis*).

Pour expliquer cette dépendance, il suffit de constater, comme l'a fait Lindau, que les éléments du thalle n'ont point de propriétés perforantes, et que, pour s'étendre dans le liège, ils doivent utiliser des déchirures et des décollements ; s'il en est ainsi, — et je le démontrerai une fois de plus, — la résistance à l'extension dans une direction donnée est évidemment proportionnelle au nombre de cloisons rencontrées dans cette direction.

Le thalle des Lichens hypophléodes suit donc le « fil du liège », comme celui des Lichens lignicoles suit le « fil du bois », et déjà il est permis de considérer comme de pures formes stationnelles les prétendues espèces ou variétés : *Graphis recta*, *Opegrapha parallela*, *O. Cerasi*.

II. — Couleur de la tache lichénique.

La couleur du thalle des Graphidées varie du gris verdâtre, propre à l'écorce habitée, au blanc plus ou moins pur, avec

quelques cas de couleurs spéciales, telles que le vert sale ou le brun rougeâtre. La surface peut d'ailleurs être lisse, ou mate, ou pulvérulente.

A. *Thalle concolore à l'écorce.* — Deux cas peuvent se présenter. Dans certains *Arthonia* (*A. anastomosans* Nyl.), les éléments du thalle sont peu nombreux; le liège habité n'est pas sensiblement désorganisé : la tache lichénique est à peine visible, et on ne reconnaîtrait pas la présence d'un Lichen sans les lirelles. Chez *Graphis Lyellii*, qui représente l'autre cas, les éléments du Lichen sont au contraire fortement développés, mais à une assez grande profondeur ; la couche à gonidies se trouve recouverte par un grand nombre de travées de liège, dont les plus extérieures sont presque intactes, à peine désarticulées par les hyphes.

B. *Thalle blanchâtre.* — Comme l'avait reconnu De Bary, la couleur blanche du thalle est due à ce que les couches extérieures sont plus ou moins décollées les unes des autres et que l'air emprisonné dans les interstices y produit des phénomènes de réflexion et de réfraction multiples. La couleur blanche peut se rencontrer chez les Lichens à thalle mince (*Arthonia galactites*), comme chez les Lichens à thalle épais (*Graphis dendritica*, *Gr. sophistica*). Dans le premier cas, le thalle se réduit presque exclusivement à quelques hyphes qui habitent tout près de la surface : la couleur blanche produite par ce décollement superficiel n'est pas contre-balancée par la couleur verte ou brunâtre des gonidies très peu nombreuses et même complètement absentes dans cette espèce. Dans les autres cas, les gonidies sont plus nombreuses, mais l'écorce est désarticulée jusqu'à une grande profondeur.

Ce rôle des interstices remplis d'air dans l'aspect blanchâtre n'est pas d'ailleurs particulier aux Lichens que nous étudions : la couleur des grands Lichens fruticuleux ou foliacés dépend de leur état d'imbibition ; le thalle desséché, rempli d'air, d'*Umbilicaria pustulata*, par exemple, est d'un blanc grisâtre, tandis qu'il est d'un vert-olive noirâtre quand il est imbibé d'eau. De même, le thalle blanchâtre des Graphidées peut perdre notablement de son éclat quand on le plonge dans l'eau assez longtemps.

Un autre élément important dans la coloration du thalle est l'acide oxalique : c'est à l'acide oxalique que sont dus, par exemple, les élégants liserés blancs qui bordent les lirelles de *Graphis Lyellii*, *Opegrapha rufescens* var. *subocellata* Ach. Une coupe transversale d'une lirelle de la première espèce (Pl. 33, fig. VIII) montre, appuyés au périthèce, deux véritables contreforts, largement assis à la base et enfoncés dans le thalle, remontant jusqu'au sommet du mur périthécial. Ces contreforts sont constitués par de nombreux cristaux, de toutes dimensions, parfois très gros, tellement serrés les uns contre les autres qu'ils semblent à eux seuls remplir tout l'espace ; la coupe traitée par l'acide chlorhydrique et colorée au bleu-coton montre cependant, lâchement distribuées dans tout le massif, quelques hyphes, plus fines que les hyphes ordinaires du thalle. C'est encore en grande partie à l'acide oxalique que les *Graphis* doivent la coloration blanche de leur thalle, beaucoup plus générale dans ce genre que dans les autres genres de Graphidées ; certains échantillons de *Graphis scripta* en particulier en sont tellement farcis que le thalle paraît tout transformé en oxalate. Cette accumulation de cristaux, dont la signification physiologique est à chercher, n'est pas sans influer sur la distribution des éléments du thalle : l'allure qu'on pourrait appeler spécifique du *Graphis* étudié en est plus ou moins profondément modifiée ; c'est ainsi que là où d'ordinaire la couche à gonidies est compacte, bien délimitée, l'accumulation d'oxalate la segmente, l'éparpille dans tout le thalle : alors un thalle de *Graphis dendritica* n'offre plus le contraste qu'il présente d'ordinaire avec celui de *Gr. scripta.*

C. *Thalle verdâtre.* — *Opegrapha viridis* Nyl. doit sa couleur verte à ses gonidies nombreuses, relativement grosses et situées superficiellement. Il n'est pas rare, d'ailleurs, que la couleur verdâtre du thalle de certains Lichens hypophléodes soit due à des Algues étrangères végétant à la surface de l'écorce.

D. *Thalle rouge brunâtre.* — *Opegrapha rufescens* Pers. est remarquable par ses gonidies également grosses et nombreuses, contenant une telle proportion de globules rouges

que la chlorophylle y est presque complètement masquée (Pl. IX, fig. 35) ; si on gratte légèrement le thalle avec une aiguille spatulée, sous le microscope binoculaire par exemple, on voit très nettement apparaître la couleur orangée des gonidies, jusque-là légèrement voilées, maintenant mises à nu par plages.

III. — État de la surface du thalle.

Le thalle peut être lisse ou pulvérulent. *Graphis dendritica* et *Gr. sophistica*, végétant côte à côte sur la même écorce de Châtaigner, présentent une différence très nette à ce point de vue : à une petite distance, la couleur et l'aspect sont semblables, mais de près on constate que la surface du premier est mate, légèrement pulvérulente, tandis que celle du second est luisante, compacte ; en coupe, cette différence correspond à une désagrégation plus ou moins avancée des couches superficielles du thalle chez *Graphis dendritica*, tandis que, chez *G. sophistica*, la couche superficielle est intacte. Le maximum de luisant est atteint chez *G. Lyellii*, dont le thalle se développe en profondeur, respectant presque complètement les couches extérieures du liège. Des relations semblables s'observent dans d'autres groupes de Lichens d'écorce : chez *Verrucaria nitida*, l'écorce est peu désorganisée, le thalle est luisant ; mais la couche à gonidies est très voisine de la surface, ce qui donne au thalle une couleur olive. Chez les *Pertusaria*, qui sont blancs et luisants, le thalle reste blanc même quand on l'imbibe d'alcool ; en coupe, on constate que la couche à gonidies est assez profonde, recouverte par un complexe d'hyphes serrées, qui masque les gonidies et donne au thalle sa couleur blanche.

Les lirelles offrent d'ordinaire un épithécium noirâtre, dû à une sorte de cutinisation de l'extrémité des paraphyses ; mais parfois aussi cet épithélium est d'un blanc mat et des variétés, sinon des espèces, doivent à ce caractère leur nom de *pulverulenta*, *pruinosa*. Les raisons anatomiques de cette particularité sont de deux sortes. Dans le cas le plus général, la pruinosité est due au fait que les paraphyses,

au lieu de rester soudées les unes aux autres jusqu'à leur extrémité, et de former ainsi une surface unie, présentent des extrémités libres, légèrement espacées les unes des autres : l'air retenu dans ces espaces donne l'aspect blanchâtre ; si on humecte l'épithécium avec de l'eau, ou mieux avec de l'alcool, l'aspect pruineux disparaît, l'épithécium devient noir : il redevient pruineux en se desséchant.

Dans quelques cas particuliers, la pruine blanchâtre des lirelles peut être due à toute autre chose. J'ai trouvé, dans des échantillons d'herbier de *Graphis dendritica* var. *pulverulenta*, l'apothécie vide de ses éléments normaux, asques et paraphyses, et remplie d'éléments thallins, hyphes et gonidies ; de toute évidence, il s'agit d'un état de sénilité, marqué d'ailleurs par le rapprochement des lirelles, multipliées et souvent tassées les unes contre les autres : l'activité reproductrice s'est épuisée, mais il reste encore une certaine activité végétative : le thalle continue à multiplier ses éléments, qui débordent le périthécium, avec d'autant plus de facilité que, chez *Graphis dendritica*, le périthécium émerge à peine et que le disque est au niveau du thalle.

Est-il nécessaire de faire remarquer que des espèces ou des variétés fondées sur de pareils caractères n'en sont vraiment pas et ne font qu'encombrer la littérature et les herbiers? Les noms eux-mêmes de *pulverulenta*, *pruinosa*, ne correspondent pas à la réalité : il n'y a ni poussière, ni pruine, il n'y a que de l'air emprisonné.

IV. — Limites du thalle.

Les taches lichéniques sont souvent sillonnées par des lignes noirâtres, et certaines variétés de *Graphis* leur doivent leur nom : *G. scripta* var. *limitata* Pers. Or je n'ai jamais rencontré de thalle isolé et unique par son origine, présentant à son pourtour le liséré noir dont il est question. L'unité d'origine d'un thalle de *Graphis*, par exemple, peut être suffisamment indiquée par deux caractères : le contour est assez régulièrement elliptique, et l'ensemble de la tache montre un *decrescendo* dans l'état de développement des lirelles, depuis le centre de la tache jusqu'au bord. Au contraire, le liséré noir

peut apparaître : 1° quand deux thalles d'espèces différentes viennent au contact l'un de l'autre ; 2° quand deux thalles d'une même espèce se rencontrent, et c'est ce dernier fait qui a donné lieu à l'illusion des variétés *limitata.* En réalité, les lignes noires ne sont pas apparues en plein thalle; elles indiquent seulement la limite d'individus primitivement distincts ; quand les thalles sont assez jeunes et que leur rapprochement est récent, il est facile de s'en convaincre : les bords en contact séparés par une ligne noire sont de nature purement thalline, ou ne portent que des ébauches de lirelles.

Ces lignes noires sont constituées par des hyphes cutinisées ; elles ne sont pas seulement superficielles, mais elles se continuent en profondeur à la façon d'un mur ou d'une nappe de même épaisseur qu'à la surface. Dans le cas où les deux thalles ont un développement en profondeur assez différent, la ligne noire de séparation est, en coupe, plus ou moins oblique.

Bitter (*5*) a consacré tout un mémoire à cette question des réactions de contact entre thalles de Lichens. Pour ce qui regarde les Lichens crustacés, il distingue plusieurs cas : 1° les thalles appartiennent à une même espèce et alors pas de ligne noire chez *Variolaria globulifera* Turn., *Pertusaria coronata* (Ach.), mais une ligne noire chez *Graphis scripta* et *Verrucaria nitida* ; 2° les thalles appartiennent à des espèces différentes, et alors pas de ligne noire au bord de *Variolaria amara*, *Pertusaria communis*, mais une ligne noire entre *Graphis scripta* et *Arthonia ruanidea*, entre *Graphis scripta*, *G. elegans* et *Thelotrema lepadinum*, etc. Les Pertusariées sont particulièrement remarquables par leur puissance d'invasion vis-à-vis des autres Lichens crustacés et même des Lichens foliacés et fruticuleux. Nulle part Bitter ne signale de ligne noire dans un seul et même individu, ni de différences de réaction au contact pour deux espèces données. Mes propres recherches aboutissent au même résultat. Il suffit, d'ailleurs, de regarder les échantillons de *Graphis limitata* distribués par Malbranche, Olivier, par exemple, pour y reconnaître la pluralité originaire des thalles. Ici donc encore

la prétendue variété n'est qu'une illusion et n'a pas de droit à être conservée.

Quelle est la signification de ces lignes noires? Évidemment celle d'une séparation et d'une protection. Les hyphes cutinisées se rencontrent normalement dans l'enveloppe de l'apothécie, où elles jouent certainement un rôle protecteur. Ici, le Lichen lutte pour l'individualité de son thalle. Il n'est pas surprenant que cette lutte s'exerce entre deux espèces différentes, mais elle est plus inattendue dans une seule et même espèce, le thalle d'un Lichen crustacé ayant plutôt l'allure d'une colonie que celle d'un individu.

DEUXIÈME PARTIE

ANATOMIE DU THALLE

I. — GÉNÉRALITÉS.

Les difficultés que présente l'étude anatomique du thalle des Lichens crustacés hypophléodes, et en particulier des Graphidées, résultent du fait que la disposition des éléments du thalle varie considérablement avec la nature du substratum. Quand on coupe au hasard les principales espèces de *Graphis*, par exemple, sur des écorces variées, on constate bien quelques différences, mais les différences sont quelquefois plus sensibles entre deux échantillons d'une même espèce de *Graphis* sur deux écorces différentes qu'entre deux espèces distinctes sur écorces quelconques. L'allure due au substratum s'ajoute à l'allure propre à l'espèce, soit en l'exagérant, soit plutôt en l'atténuant. L'impression qu'on en retire est donc que tout se ressemble et que le thalle ne peut donner aucun caractère différentiel.

Avant de rechercher ces caractères différentiels, essayons de donner un schéma de structure pour la généralité du groupe. LINDAU, qui a de plus près étudié cette structure dans un certain nombre de Lichens crustacés corticoles, en conclut (*23*, p. 5) : « Les trois couches qu'on rencontre nettement chez les Lichens supérieurs (couche corticale, gonidiale, médullaire) sont difficiles à distinguer chez les Lichens crustacés. On peut encore vaguement reconnaître les trois couches chez les Lichens épiphléodes, mais le thalle des hypophléodes peut être considéré comme *presque homéomère*... Cependant, dans tous les Lichens crustacés d'écorce, on trouve toujours des parties sans gonidies. » La zone profonde du thalle privée de gonidies est appelée par LINDAU « couche basale ».

A priori, on doit s'attendre à trouver, dans un organisme tel qu'un Lichen hypophléode, une structure beaucoup plus

simple que chez un Lichen foliacé ou fruticuleux. L'anatomie et la physiologie, ici comme ailleurs, sont en intime corrélation : les détails de structure ne sont pas de simples ornements destinés à différencier un être de son voisin; ils ont leur raison d'être dans le mode d'existence et dans les besoins particuliers de l'espèce ou de l'individu. Les Lichens foliacés ou fruticuleux, dont l'appareil végétatif est entièrement ou presque entièrement libre dans l'atmosphère, sont obligés de se différencier un tissu protecteur formant cortex, tissu inutile à un organisme protégé par un revêtement d'écorce. Ce revêtement protecteur, dans l'ensemble du groupe des Lichens, est réalisé tout spécialement en faveur des Algues symbiotes, qui doivent trouver, dans leur situation relative au milieu du complexe d'hyphes, l'optimum d'éclairement nécessaire à l'assimilation chlorophyllienne, en même temps que l'optimum de protection. L'Algue symbiote a à se protéger contre deux menaces : 1° menace à son existence d'ensemble, du fait de la dessiccation par exemple. La station normale des Algues gonidies à l'état libre est la paroi ombragée des rochers ou des arbres, tandis que la station d'un Lichen crustacé est souvent l'exposition en plein soleil. Quand il s'agit des Graphidées, les exigences des Algues symbiotes sont encore plus marquées : on sait, d'après les recherches de Bornet et de Frank, que les *Chroolepus*, même à l'état libre, ont une tendance à se développer dans le périderme du substratum ; 2° menace à sa fonction chlorophyllienne : une lumière directe trop intense n'est pas la plus favorable à l'assimilation et même peut détruire la chlorophylle.

Une couverture quelconque est donc nécessaire aux Lichens, et le plus souvent les Lichens aériens présentent un cortex bien différencié, formé de plectenchyme, au-dessous duquel se trouvent les Algues, de moins en moins nombreuses au fur et à mesure qu'elles sont plus profondément situées. L'hyphe du Champignon s'est adaptée à ce rôle protecteur, la membrane s'est fortement épaissie, et le lumen de la cellule se réduit souvent au tiers de l'épaisseur totale. Mais, même chez les Lichens aériens, on trouve des cas où, pour une raison spéciale, la disposition des éléments s'éloigne de ce schéma :

chez les Lichens dits homéomères, un *Collema* par exemple, la protection de l'Algue, au double point de vue signalé, est réalisée par l'épaisse gangue de matière gélatineuse qui enveloppe les colonies de *Nostoc* ; si bien qu'un cortex de nature fongique n'a pas de raison d'être et n'existe pas : l'Algue protégée par sa gangue gélatineuse s'approche le plus près possible de la surface ; le Lichen est homéomère par ce défaut de cortex et non pas par une distribution égale des Algues dans tout le thalle, les parties profondes en contenant beaucoup moins que les couches superficielles ; ici, l'Algue se protège elle-même, bien mieux, c'est elle qui protège le Champignon, toujours grâce à ses sécrétions mucilagineuses, et, tandis que, chez les Lichens hétéromères, les hyphes ont des membranes très épaisses, si différentes de celles des Champignons ordinaires, chez les *Collema* la membrane fongique reste mince.

La structure du thalle des Lichens et en particulier la nature du cortex dépendent donc, en bonne part, des exigences de l'Algue ; si l'Algue se trouve protégée par une ou plusieurs couches de liège, comme il arrive le plus fréquemment chez les Lichens hypophléodes, elle n'a pas besoin d'un revêtement d'hyphes serrées en plectenchyme : en fait, je n'ai jamais trouvé, dans toutes mes recherches sur les Graphidées, rien qui rappelle un plectenchyme cortical.

La couche inférieure des Lichens foliacés est constituée par un complexe d'hyphes destinées à mettre le thalle en relation avec le substratum et surtout à l'y fixer ; chez les Lichens dont le thalle est en plus ou moins grande partie caché sous le liège des écorces, il est évident que cette nécessité n'existe pas : en fait, on ne trouve pas plus, chez les Graphidées d'écorce, d'hypothalle différencié que de cortex proprement dit.

La couche à gonidies constitue donc l'essentiel du thalle chez les Graphidées ; mais elle-même n'est pas régulière. Cette irrégularité est la conséquence du mode d'expansion des éléments du Lichen dans l'écorce : dans leur développement en surface et en profondeur, hyphes et gonidies ne trouvent pas l'espace libre ; ils doivent se conformer aux inégalités du substratum.

La conclusion de Lindau, citée plus haut, est donc assez conforme à l'impression qu'on retire de l'étude des Lichens crustacés hypophléodes : ces Lichens sont presquehom éomères.

Cependant, malgré le peu de différenciation des trois couches qu'on trouve normalement chez les Lichens supérieurs, on peut dire que, même chez les Lichens hypophléodes, ces trois couches existent toujours à un degré quelconque. La notion d'hypophléodisme, qui semble inclure l'inutilité d'un cortex propre au Lichen, est loin de se réaliser toujours d'une façon absolue ; même quand l'hypophléodisme est le plus accentué, je n'ai jamais rencontré le cas suivant : une ou plusieurs couches de liège intactes, inhabitées, recouvrant directement la couche à gonidies. Chez *Graphis Lyellii*, un des mieux caractérisés à ce point de vue, les nombreuses couches de liège qui recouvrent la couche à gonidies sont plus ou moins décollées les unes des autres et contiennent des hyphes qu'on peut appeler corticales. Dans la plupart des autres cas, d'ailleurs, le thalle, d'abord recouvert complètement par une ou plusieurs travées de liège, finit souvent, en se développant en épaisseur, par déchirer sa couverture, qui peut se trouver réduite en miettes et ne joue plus son rôle protecteur. Il est rare que la mise à nu atteigne franchement la couche à gonidies, qui reste protégée par une travée de liège plus ou moins désagrégée; quand cependant, par exception, la protection de liège fait défaut tout à fait, le système des hyphes se développe au-dessus de la couche à gonidies, de façon à constituer une sorte de cortex, à la vérité rudimentaire et mal délimité vers l'extérieur, mais suffisant pour jouer son rôle protecteur ; dans ce cas, j'ai constaté assez régulièrement que les hyphes les plus externes sont plus ou moins vides de protoplasma, réduites à leur enveloppe épaisse et résistante (Pl. IV, fig. 9), comparables à un épiderme dont les cellules extérieures mortes servent à protéger les cellules vivantes plus profondes ; parfois même elles se cutinisent légèrement et prennent une teinte noirâtre (Pl. V, fig. 15) ; souvent, aussi, dans ce complexe qui joue le rôle de cortex physiologique, se trouvent des enveloppes

de gonidies mortes, ainsi que les débris des travées de liège désarticulées.

Au-dessous du cortex se trouve la zone à gonidies, plus ou moins développée, dont l'allure doit servir en première ligne à caractériser les divers types de thalles. Enfin, il est très rare que la couche à gonidies soit posée sur un fond où ne pénètrent au moins quelques hyphes. Quand le cas se présente, il doit s'expliquer par une sorte d'impénétrabilité locale des couches de liège ou de phelloderme sous-jacentes. Très souvent, sous la couche à gonidies, se développe une médulle, rudimentaire ou bien marquée, ou une mince zone d'hyphes rhizoïdes, dont le rôle n'est pas de fixer le Lichen au support, mais de frayer un passage aux gonidies.

On peut donc accepter l'existence de trois zones : sus-gonidiale, gonidiale et sous-gonidiale. Le développement d'ensemble, la position, l'importance relative des unes et des autres peuvent servir à caractériser les thalles étudiés.

La comparaison des espèces entre elles n'aboutit à rien de caractéristique, si l'on ne tient pas compte du substratum. Pour éliminer autant que possible l'influence du support, il faut s'adresser à des écorces de même nature et mieux encore à la même écorce : non pas seulement à la même essence d'arbre, mais au même individu, à la même zone d'écorce. Dans l'examen des coupes de Lichens hypophléodes, on est très vite frappé par ce fait que le thalle est très généralement renfermé dans les couches de liège ; or les auteurs qui ont étudié le liège, en particulier Douliot (*8*), signalent l'inconstance des éléments du liège d'un individu à l'autre dans une même essence, et souvent d'une branche à l'autre ; on ne saurait donc prendre trop de précautions à cet égard. J'ai été favorisé, dans mes recherches, par l'existence d'une localité (1) très riche en *Graphis*, où toutes les espèces françaises de ce genre croissent à côté les unes des autres sur des arbres aussi identiques que possible, dans un même taillis à haute tige, constitué principalement par des Châtaigniers. Je me suis souvent astreint à réaliser des coupes empiétant sur deux

(1) Herbignac (Loire-Inférieure).

espèces différentes ; cependant ce n'est pas d'ordinaire cette coupe limite que j'ai représentée dans mes dessins, parce que souvent elle est moins bien caractérisée qu'une coupe en pleine tache, aussi bien au point de vue du thalle qu'au point de vue des apothécies ; malgré cela, les différences au contact s'imposent assez pour témoigner qu'elles ne sont pas dues au substratum identique, mais bien aux propriétés spécifiques du Lichen.

II. — Variations du thalle avec l'espèce : quelques types de structure.

A. — Graphis.

Je prends comme type de support l'écorce lisse de Châtaigniers encore jeunes (vingt-cinq à trente ans) : toutes les espèces françaises de *Graphis* y ont été rencontrées en parfait état, voisinant les unes avec les autres : *G. scripta*, *elegans*, *sophistica*, *dentritica*, *inusta*, *Lyellii*. Le liège du Châtaignier à ce stade est formé de cellules présentant en moyenne les dimensions suivantes : 30 — 40 $\mu \times$ 10 — 15 $\mu \times$ 5 — 8 μ; elles sont donc deux à trois fois plus larges que hautes, et leur épaisseur est deux à trois fois moindre que leur hauteur. L'épaisseur des cloisons est de 2 à 3 μ, chacune des lames en contact présentant à peu près la même épaisseur. Les cloisons normales à la surface de l'écorce sont parfois régulières, aussi épaisses que les cloisons tangentielles; le plus souvent elles présentent vers l'extérieur ou au milieu un amincissement qui donne à la coupe de ces cloisons une allure triangulaire : cet amincissement est évidemment un point faible; les tractions exercées dans un sens ou dans l'autre provoquent facilement une déchirure à ce niveau, de sorte que le liège s'exfolie, au lieu de s'émietter ; dans le cas contraire, c'est-à-dire quand la cloison normale ne présente pas de point faible, — et les deux cas peuvent se rencontrer dans la même coupe, — elle résiste mieux à la tension, et alors, au lieu d'une déchirure, on peut constater seulement une décollement au niveau de la lame moyenne.

Parmi les divers lièges que j'ai étudiés, je crois que celui du Châtaignier est un de ceux qui se laissent le plus facilement pénétrer par les Lichens crustacés ; c'est avec ce substratum, en tout cas, que j'ai constaté les meilleures différenciations du thalle des différentes espèces de *Graphis* ; avec le matériel homogène dont je disposais en grande quantité, les différences étaient si constantes et si sensibles qu'au seul aspect d'une coupe du thalle je pouvais souvent en faire l'attribution à une espèce donnée, ou du moins à un petit groupe d'espèces. Je ne prétends pas ajouter ainsi à la systématique une nouvelle méthode de détermination : les caractères tirés de l'apothécie et des spores restent toujours les plus accessibles et les plus constants d'un substratum à l'autre ; mais, dans un cas douteux, l'anatomie peut fournir des caractères distinctifs, et surtout les exemples que je vais donner montrent que, même chez les Lichens crustacés aussi simples que le sont les Graphidées, le thalle peut offrir des caractères spécifiques qu'on croyait inexistants jusqu'ici.

A la vérité, cette croyance s'explique assez bien par le fait que les variations du thalle d'une même espèce, d'un substratum à l'autre, sont souvent plus considérables que les différences d'une espèce à l'autre sur la même écorce ; elle s'explique également par le fait qu'on a délaissé un peu trop les recherches systématiques de ce côté : les beaux travaux de Bachmann (*2*, *3*) sur les Lichens crustacés saxicoles, surtout calcicoles, montrant de grandes variétés spécifiques dans la structure du thalle, semblaient indiquer pourtant que des faits analogues devaient se rencontrer chez les Lichens crustacés corticoles.

Le thalle des *Graphis* peut se présenter avec deux allures anatomiques différentes, dont le caractère est déterminé par la zone à gonidies : cette zone peut être mal limitée, c'est-à-dire que les gonidies occupent plus ou moins uniformément tout le thalle et se distribuent entre toutes les travées de liège, décollées par diverses causes et habitées par les hyphes : c'est le cas de *Graphis scripta* et de *G. elegans* ; ou bien la zone à gonidies est nettement limitée sur une face ou sur l'autre, ou sur les deux faces, n'occupant qu'une portion de

l'épaisseur du thalle : c'est le cas des autres espèces de *Graphis* ; *G. sophistica*, *dendritica*, *inusta*, *Lyellii*. Dans le premier cas, on pourrait dire que le thalle est presque homogène; dans le second, il est franchement hétérogène. Il est à noter déjà que, mis à part *G. sophistica*, les deux groupes de *Graphis*, caractérisés d'ailleurs par leurs lirelles et leurs spores, le sont aussi par leur thalle ; *G. sophistica*, qui se rapproche du premier (type *G. scripta*) par ses lirelles rimiformes, se rapproche du second (type *G. dendritica*) par ses spores courtes, à divisions transversales peu nombreuses et s'éloigne des deux par les divisions murales des spores, appartient par son thalle au type du *G. dendritica*.

Le thalle des *Graphis* du premier groupe (Pl. 4, fig. II) présente donc, de l'extérieur vers l'intérieur :

1° Une, deux ou trois travées de liège, peu séparées les unes des autres et habitées seulement par des hyphes : c'est la couche corticale. Sur l'écorce lisse du Châtaignier, cette couche ne fait jamais défaut : le thalle, de ce fait, ne peut donc être dit complètement homogène ;

2° Deux ou trois travées plus largement écartées, habitées par des hyphes et des gonidies : celles-ci se rencontrent sensiblement aussi nombreuses jusque dans les profondeurs ;

3° Des hyphes isolées pénétrant le liège sous-jacent, dont la désagrégation n'est pas assez avancée pour permettre la pénétration des gonidies.

C'est donc la couche à gonidies qui constitue la plus grande partie du thalle, soit les 3/4 ou les 4/5. Il n'y a pas de couche médullaire.

Le premier groupe se trouvant ainsi caracterisé, est-il possible d'y rencontrer quelque variation qui permette de distinguer un thalle de *G. scripta* d'un thalle de *G. elegans*? Extérieurement la tache du *G. elegans* se laisse aisément reconnaître par une teinte jaunâtre qui s'oppose au blanc cendré du *G. scripta* ; cette teinte est surtout marquée au bord de la tache, au contact d'une autre espèce de Lichen crustacé ; au microscope, elle paraît due à de petits corpuscules d'un jaune brun, de forme irrégulière, prenant le soudan, disséminés à l'extérieur du thalle. Quant à la structure intime et la distri-

bution des gonidies, je n'ai pu constater de différences sensibles entre *G. scripta* et *G. elegans.*

Le thalle des *Graphis* du second groupe présente, de l'extérieur vers l'intérieur (Pl. I et II, fig. 1 à 3) :

1° Une couche corticale, occupant deux, trois... jusqu'à dix travées de liège, suivant les espèces, d'autant moins désagregées qu'elles sont plus nombreuses : de la plus ou moins grande désagrégation de ces travées superficielles dépend l'allure pulvérulente ou lisse de la surface ;

2° Une couche à gonidies compacte, occupant souvent une seule, parfois deux travées de liège. Pour peu que le liège soit homogène, elle apparaît, dans les coupes colorées, comme une ligne bleue bien nette, parallèle à la surface de l'écorce et recouverte par une ligne rose de liège ;

3° Une couche médullaire, d'épaisseur variable suivant les espèces et suivant la position de la couche à gonidies ; dans tous les cas, elle est constituée par des hyphes irrégulières bosselées, ramifiées, enchevêtrées, anastomosées, formant ainsi un faux tissu assez lâche, où la direction des hyphes est très difficile à suivre. La limite des hyphes est encore plus difficile à saisir : la membrane en est incolore, y compris sa limite externe ; elle est, de plus, rebelle à toute coloration; elle n'est donc perceptible ici ou là que grâce à quelque phénomène de réflexion ou de réfraction, et j'ai dû renoncer à en donner des figures exactes d'une étendue un tant soit peu notable. Cette allure des hyphes n'est pas, d'ailleurs, particulière à la couche médullaire : elle se rencontre aussi dans la couche corticale et dans la couche à gonidies ;

4° Des hyphes isolées, rhizoïdes, pénétrant le substratum.

Les *Graphis* du second groupe étant ainsi caractérisés par l'isolement dans le thalle de la couche à gonidies, peut-on distinguer les espèces par quelque caractère particulier ?L'espèce la mieux caractérisée et qui se distingue toujours du premier coup d'œil sur une coupe de quelque étendue est *G. Lyellii* (Pl. I, fig. 1). Ici la couche à gonidies est très profonde, souvent presque à la limite interne du thalle, recouverte par de nombreuses travées de liège occupées par des hyphes corti-

cales ; en particulier, les travées les plus extérieures sont peu désorganisées et séparées les unes des autres : le liège conserve donc extérieurement une allure presque normale, lisse, et la couleur de la tache de *G. Lyellii* reste à peine distincte de celle de l'écorce, un peu plus olivâtre seulement, contrastant avec la couleur blanchâtre et l'allure souvent pulvérulente de la tache des autres *Graphis*. A ces caractères bien tranchés du thalle s'ajoutent d'ailleurs des caractères très nets dans la lirelle (Pl. VIII, fig. 33) : le périthèce noir est épais et complet, se prolongeant sous l'hyménium par une ligne également noire et épaisse; de plus, la lirelle est bordée suivant toute sa longueur d'un élégant liséré blanc, dû à de gros cristaux d'oxalate de chaux ; en coupe transversale, ce rebord blanc se présente comme un contrefort à base élargie, appuyant le périthécium ; dans les intervalles des cristaux qui le constituent se rencontrent des éléments mycéliens plus simples et plus fins que dans le reste du thalle.

G. sophistica montre (Pl. II, fig. 3) une structure intermédiaire entre celle de *G. Lyellii* et celle de *G. dendritica*. La couche à gonidies est encore assez profonde, mais moins que chez *G. Lyellii* ; les travées de liège recouvrantes sont moins nombreuses, mais les plus externes restent encore presque intactes : le thalle est donc cette fois franchement blanc, mais il est encore lisse. Par contre, la couche médullaire est plus fortement développée et apparaît comme une large bande presque incolore, traversée seulement par quelques filets bleus du contenu des hyphes et les traînées roses du liège fouillé par celles-ci.

G. dendritica (Pl. I, fig. 2) est celui des *Graphis* qui présente une couche à gonidies la plus superficielle : une ou deux travées de liège la recouvrent, habitées par des hyphes corticales ; au-dessous d'elles, une large zone médullaire, comme nous venons d'en voir chez *G. sophistica*. Le thalle habite donc, dans son ensemble, moins de travées de liège que les deux espèces précédentes ; la prolifération de ses éléments, sous la faible couverture d'une ou deux travées, aboutit plus rapidement à la désagrégation de celles-ci ; les hyphes corticales les débordent, formant de petits massifs

irréguliers extérieurs, le tout donnant au thalle un aspect pulvérulent.

Reste *G. inusta* Ach. (= *G. Smithii* de plusieurs auteurs). Je l'ai conservé dans la liste des espèces de *Graphis*, par scrupule. Malgré les faits que je vais signaler, en effet, je n'ose exprimer une certitude : j'ai du moins l'impression que ce *Graphis* n'est qu'une forme du *dendritica*. Les systématiciens distinguent le *G. inusta* du *G. dendritica* par les caractères suivants : 1° réaction du thalle à la potasse (coloration rouge) plus rapide et plus intense ; 2° lirelles plus courtes, moins ramifiées ; 3° hypothécium incolore, tandis que chez *G. dendritica* il est légèrement noir. Le nom d'*inusta* fut donné par ACHARIUS (Syn., p. 85) à des échantillons d'origine canadienne. LEIGHTON (*21*, p. 86) distingua, dans les Lichens de Grande-Bretagne, un nouveau *Graphis*, qu'il appela *G. Smithii*, le plaçant dans la même section que *G. scripta*, c'est-à-dire dans une section différente de celle de *G. dendritica* ; NYLANDER (*26*, p. 396) accepta d'abord cette nouvelle espèce, puis (*27*, p. 227) la ramena au *G. inusta* d'ACHARIUS, la rangeant aux côtés de *G. dendritica* ; LEIGHTON (*22*, p. 431) se rallia à cette façon de voir ; MALBRANCHE (*24*, p. 102) n'accepta pas cette assimilation à une espèce exotique et garda le nom de *Smithii* ; OLIVIER (*28*, p. 83) fait de même, attribuant par erreur ce nom à NYLANDER; HUE (*18*, p. 100) suit NYLANDER et LEIGHTON. De cette incertitude des auteurs résulte déjà une certaine obscurité touchant l'indépendance du *G. inusta*, tel qu'il est représenté en Europe. Parmi les caractères extérieurs, le plus frappant est l'allure des lirelles courtes et peu ramifiées : or ce caractère, d'après les observations que j'ai pu faire, n'est bien nette que sur des écorces particulières, par exemple : sur le Néflier, le Noyer ; et alors je constate : 1° que ces écorces ne portent point de *G. dendritica* typique ; 2° que les autres espèces de *Graphis* s'y rencontrant, par exemple : *G. scripta*, ont également une allure toute spéciale, telle que les auteurs descriptifs n'hésiteront pas à en faire des variétés. Sur le Châtaignier, qui m'a servi de support de comparaison, j'ai bien rencontré ici et là des échantillons de *Graphis* appartenant au groupe du

dendritica, dont l'apothécie présentait en coupe un hypothécium incolore, mais cela à côté d'échantillons ne présentant pas ce caractère, et extérieurement l'allure de la lirelle ne laissait rien deviner : le véritable *dendritica*, à hypothécium légèrement noir, se présente, sur ces Châtaigners, avec des lirelles peu ramifiées, très différentes des lirelles étoilées, à rayons serrés, comme on en rencontre, par exemple, sur le Hêtre. Ajoutons, pour terminer, que la ligne noire hypothéciale de *G. dendritica* est souvent très faible, que chez *G. inusta*, comme l'observe HUE (18, p. 100), le périthécium se prolonge parfois en hypothécium incomplet, que des variations analogues dans l'extension du périthécium sont fréquentes chez les autres espèces de *Graphis*, et qu'en dehors de ce point de détail la structure de l'apothécie de *G. inusta* ne présente aucune différence sensible avec celle de *G. dendritica*, ni dans l'épithécium, ni dans le périthécium, ni dans les asques, ni dans les paraphyses, ni dans les spores.

L'extension en profondeur du thalle des *Graphis* est, en général, plus considérable que dans les autres groupes de Graphidées : elle atteint en moyenne 70 à 100 μ, avec un maximum chez *G. Lyellii* et *G. sophistica*, où je l'ai vu atteindre 200 μ.

Les diverses espèces de *Graphis* présentent encore une différence sensible dans la production d'oxalate de chaux : le thalle de *G. scripta* en est toujours plus abondamment muni que les autres.

B. — Opegrapha.

Sur les Châtaigniers à écorce lisse qui m'ont fourni tous les *Graphis* que je viens de passer en revue, je n'ai rencontré, en fait d'*Opegrapha*, que *O. atra*, assez commun, et *O. herpetica*, plus rare.

En coupe, le thalle d'*O. atra* se présente avec une allure simple et irrégulière à la fois, qui le différencie d'un thalle de *Graphis*. L'écorce est encore assez profondément habitée, en moyenne jusqu'à 50 à 70 μ, sensiblement moins par conséquent que dans un *Graphis* ; mais tout le thalle semble cons-

titué par des îlots de gonidies, mêlées d'hyphes, épais de 30 à 40 μ, recouverts par plusieurs couches de liège et reposant sur un liège à peine habité par quelques rares hyphes rhizoïdes. La couche sus-gonidiale est souvent très pauvre en hyphes, et les 3 à 10 couches de liège qui recouvrent la couche à gonidies sont souvent presque intactes : c'est de l'hypophléodisme parfait ; les îlots de la couche à gonidies sont tantôt compacts, tantôt divisés en plusieurs étages par une ou deux travées de liège ; ces îlots sont séparés les uns des autres par des espaces où le liège est intact, espaces presque aussi larges parfois que l'étendue d'un îlot ; ici et là, au niveau de ces îlots riches en gonidies, se rencontrent des îlots purement fongiques, sans gonidies. En somme, à égalité d'écorce, la structure d'*Opegrapha atra* est plus simple que chez les *Graphis*.

Le thalle d'*Opegrapha herpetica* présente un tout autre aspect. Il atteint sensiblement la même épaisseur ; mais il se distribue tout entier entre deux à quatre couches de liège, largement séparées les unes des autres ; les gonidies y sont distribuées à peu près uniformément, les plus extérieures presque superficielles. Un caractère qui frappe l'attention est la grosseur relative des gonidies, au sujet desquelles je m'étendrai quelque peu.

Chez tous les *Graphis* étudiés, chez les *Arthonia* dont je parlerai, chez *Opegrapha atra*, *O. vulgata*, les gonidies se présentent bien avec la forme et les dimensions décrites par Bornet et d'autres, qui les rapportent au *Trentepohlia umbrina* (Kûtz.) Les cellules (Pl. IX, fig. 37), disposées en filaments ramifiés, sont sensiblement deux fois plus longues que larges, et leur paroi est mince ; la forme, en particulier, n'est pas sans varier avec la situation de la gonidie : les cellules sont d'autant plus allongées, plus étroites, que leur compression de la part des tissus voisins est plus considérable : les portions de thalle qui se trouvent superficielles contiennent des gonidies presque globuleuses, tandis que les portions de thalle qui se trouvent en profondeur contiennent des gonidies étirées, parfois presque linéaires : mes dessins en fournissent plusieurs exemples, en particulier la figure 37 de la planche XI, où l'on peut voir un filament de *Trentepohlia* en train de se

glisser entre deux couches de liège. Mais ces variations de forme sont toujours localisées, et leur raison d'être apparaît clairement.

Il n'en va plus de même pour les gonidies de plusieurs espèces d'*Opegrapha*, telles que *O. herpetica* Ach. (Pl. IX, fig. 36), *viridis* Pers., *lyncea* (Ach.). Dans ces deux dernières espèces surtout, les gonidies sont nettement globuleuses, sphériques ; elles sont presque deux fois plus grosses que dans le cas général ; leur membrane est épaisse ; l'allure filamenteuse, encore perceptible cependant, est beaucoup moins marquée. Faut-il attribuer ces différences au fait que les espèces en question habitant des écorces rugueuses, peu ou point pénétrables pour les éléments du thalle, celui-ci reste presque entièrement superficiel ? Les gonidies présenteraient alors au maximum la tendance à la forme globuleuse déjà signalée. Ou bien faut-il voir dans ces gonidies globuleuses une espèce ou une variété de *Trentepohlia* différente de *T. umbrina* ? Je penche pour cette dernière hypothèse : car, d'une part, les gonidies assimilables à *T. umbrina*, celles des *Graphis* par exemple, même superficielles, n'affectent jamais une forme aussi nettement sphérique, et, d'autre part, les grosses gonidies d'*Opegrapha herpetica* qu'on peut trouver en profondeur notable dans l'écorce ne perdent point leur allure globuleuse. La question demande de plus amples recherches, et elle appartient autant et plus aux Algologues qu'aux Lichénologues.

Une question de même genre se pose au sujet de la variété *rufescens* Pers. d'*O. herpetica*. Là encore (Pl. IX, fig. 35), les gonidies sont plus globuleuses et plus grosses que des *Trentepohlia umbrina* typiques ; mais surtout les cellules sont bourrées de gouttelettes ou de corpuscules rouges qui masquent plus ou moins complètement les chloroplastes et qui donnent au thalle cette couleur rouge sale à laquelle il doit son nom.

C'est dans un thalle de *O. herpetica*, à grosses gonidies, que j'ai rencontré quelques exemples bien nets de suçoirs internes émis par les hyphes. Les figures 17 à 20 de la planche V ne peuvent guère s'interpréter dans le sens d'un simple contact :

dans la figure 17, la gonidie a été vidée par le passage du rasoir; on y voit un suçoir à deux branches qui y a pénétré presque jusqu'au centre ; la figure 18 montre un suçoir peu profond et un autre qui a traversé complètement la cavité de la gonidie ; dans la figure 19, on peut noter la désorganisation du contenu cellulaire sous l'influence du suçoir interne ; la figure 20 montre deux suçoirs qui ont pénétré par le fond de la gonidie puis se sont relevés, apparaissant en coupe transversale au centre de la gonidie. La théorie de SCHWENDENER-BORNET n'est plus guère discutée, mais le mode de relation entre les deux composants des Lichens l'est davantage : je n'ai pas cru inutile d'ajouter ces quelques faits à la liste des faits semblables signalés par SCHWENDENER, BORNET... et récemment par M[lle] MAMELI (*25*).

C. — Arthonia.

Arthonia cinnabarina Wall. est assez commun sur les Châtaigniers lisses. En coupe, le thalle se présente avec une épaisseur comparable à celle d'*Opegrapha atra* ; mais la distribution des éléments est différente : au lieu d'une constitution en îlots, c'est plutôt d'une constitution feuilletée qu'on peut parler ; les gonidies ont encore tendance à occuper les zones profondes, mais elles se trouvent en couches minces, et, au-dessus d'une ou deux couches minces à gonidies, les travées de liège groupées par deux ou trois sont séparées par des zones incolores, contenant presque exclusivement des hyphes, et cela presque jusqu'à la surface de l'écorce.

Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier d'autres *Arthonia* sur mes Châtaigniers, mais l'examen de plusieurs espèces sur des écorces variées permet d'y voir des différences qu'il est impossible d'attribuer complètement à l'influence du substratum. C'est même dans ce genre *Arthonia* qu'on trouve les différences les plus considérables dans le thalle d'une espèce à l'autre ; seulement il s'agit plutôt de différences d'intensité de développement en épaisseur que de différence de distribution des éléments. Je me contenterai de décrire succinctement le thalle de *A. spectabilis* Ftw., *A. anastomosans* Nyl. et *A. galactites*

Duf. ; les deux premières espèces sont d'ailleurs à rapprocher, du fait qu'elles ont toutes deux des spores murales.

L'échantillon d'*A. spectabilis* étudié provient des *exsiccata* de Lojka ; le substratum est un *Carpinus*, dont le liège se rapproche de celui du Châtaignier, avec un peu moins de régularité dans l'alignement des cloisons tangentielles. Le thalle s'étend jusqu'à une profondeur moyenne de 70 μ, s'étageant en deux ou trois zones, séparées par des couches de liège : cinq à huit travées de liège sont ainsi habitées ; la couche à gonidies est épaisse de 20 à 30 μ, plus ou moins compacte et plus ou moins rapprochée de la surface ; en plusieurs points, une couche médullaire assez nette. En somme, thalle comparable à celui d'un *Graphis*, par la profondeur de pénétration et l'importance de la couche à gonidies. Extérieurement, tache blanchâtre bien marquée, comme celle d'un *Graphis*.

L'échantillon d'*A. anastomosans* provient de la collection De La Godelinais (forêt de Fougères) : le substratum est l'écorce lisse de Bourdaine (*Rhamnus Frangula*), dont le liège rappelle encore celui de Châtaignier. La distribution du thalle est très irrégulière : en certains points, il est nettement visible, s'étendant jusqu'à 50 μ en profondeur, s'étageant entre huit à dix couches de liège ; mais, même alors, la désorganisation du liège est faible, les couches superficielles sont à peu près intactes, les autres sont à peine décollées par un maigre développement d'hyphes et de gonidies ; dans la plus grande partie de l'écorce, et même au voisinage des apothécies, le thalle est à peu près nul, les couches de liège presque intactes ; cependant un peu partout la présence du thalle, représenté seulement par quelques hyphes, se manifeste par un léger écartement du liège à un ou deux niveaux. La tache lichénique, par suite, est en général celle de l'écorce, sauf aux points où le thalle est plus développé, marqués par des macules blanchâtres.

Le thalle d'*A. galactites* est établi sur l'écorce lisse d'un Peuplier, dont le liège est encore comparable à celui de Châtaignier. L'écorce est habitée jusqu'à une profondeur de 70 μ, comprenant six à huit couches de liège, mais cette fois exclusivement par des hyphes ; toutes les couches de liège

sont décollées les unes des autres, mais très légèrement. Cette allure feuilletée, dont les intervalles renferment surtout de l'air, donne au thalle sa couleur blanc de lait.

III. — Variations du thalle avec l'écorce.

Le liège du Châtaignier, même jeune, comme celui des autres essences, est loin d'être homogène, non seulement d'un arbre à l'autre, mais encore sur le même arbre et jusque dans la même coupe : les dimensions des cellules peuvent varier du simple au double, ainsi que l'épaisseur des membranes et que la cohésion des cellules adjacentes. Or la pénétration des éléments du thalle dépend essentiellement de déchirures et de décollements dans le liège : il ne faut donc pas s'étonner de trouver des variations assez grandes de la distribution de ces éléments dans une seule et même espèce, du fait de l'écorce. C'est ainsi, par exemple, que la couche à gonidies de *Graphis dendritica*, qui est normalement compacte, peut se trouver divisée ici ou là en deux couches par une travée de liège, comme le montre déjà la figure 2 de la planche I. La structure que j'ai décrite et figurée comme caractéristique est donc plutôt une structure type vers laquelle tend l'espèce en question, ou, si l'on veut, le facies qu'elle affecte le plus souvent et qu'on ne rencontre pas dans les autres espèces.

L'allure extérieure du thalle et des lirelles, je l'ai déjà fait remarquer, est remarquablement constante, quand on s'adresse à une écorce aussi homogène que possible : des surfaces considérables peuvent être recouvertes du même *Graphis*. Il ne s'agit pas d'un seul thalle dont l'extension n'a pas été gênée par la concurrence, mais de nombreux thalles installés à des périodes voisines, finissant par se rapprocher et recouvrir complètement l'écorce ; la nature coloniale de ces taches étendues et l'individualité des thalles constituant la colonie restent perceptibles, grâce aux lignes noirâtres qui sillonnent la tache et qui montrent, à leur voisinage, de chaque côté, des lirelles plus jeunes ou même une zone sans fructification ; j'ai noté également que cette allure n'est jamais identique quand on compare deux taches de la même

espèce de *Graphis* sur deux écorces différentes : cette variation due à l'écorce, ajoutée aux variations dues à l'âge, est certainement la cause principale de la multiplication de noms dont souffre la systématique des Graphidées.

Même sur mes jeunes Châtaigniers, j'ai pu observer de ces variations. Les échantillons qui m'ont servi de type ont été pris sur des zones d'écorce étagées entre 1 et 2 mètres au-dessus du sol, là où l'écorce est encore lisse ; mais, à la base des mêmes arbres, l'allure du thalle n'est déjà plus exactement la même : la thalle n'a pas le même blanc, les lirelles sont d'ordinaire plus saillantes : on pourrait en faire des variétés différentes. Ces différences proviennent sans doute de la nature de l'écorce, qui montre de nombreuses et profondes crevasses, mais aussi de l'âge du Lichen.

La dépendance du substratum est encore bien mise en évidence par certains accidents locaux de l'écorce, par exemple par les bourrelets cicatriciels recouvrant une ancienne insertion de rameau ; le liège possède, en ces points, des éléments particulièrement serrés et disposés en cercle : sur des cicatrices semblables de Bouleau, par exemple, les lirelles de *Graphis elegans* sont courbées et disposées concentriquement par rapport au centre de la cicatrice ; les lirelles de *G. dendritica*, dans les mêmes conditions, sont ramifiées au maximum.

C'est, en particulier, sur les vieilles écorces rugueuses que l'extérieur et l'anatomie du thalle présentent des variations considérables. Dans ce cas, il ne s'agit plus de substratum homogène, de couches de liège presque intactes restant parallèles à la surface : l'accroissement en épaisseur de l'arbre a fini par causer de larges et profondes fissures dont les bords inclinés sont constitués par la tranche de couches de liège superposées, sur laquelle s'établit le thalle ; les éléments de celui-ci se glissent dans tous les intervalles mis à jour, comme entre les feuillets d'un livre dont la tranche est devenue superficielle ; la profondeur de pénétration est souvent alors plus considérable que dans une écorce lisse, où le Lichen doit pour ainsi dire ouvrir et feuilleter son substratum ; de plus, le thalle n'est pas recouvert d'une couche de liège : il assure sa protection par un développement plus considérable des

hyphes corticales ; mais un des caractères de l'hypophléodisme n'est plus présent : la couche à gonidies n'est plus recouverte par une ou plusieurs couches de liège plus ou moins intactes, elle est seulement enfoncée plus ou moins profondément dans l'écorce.

Le déplacement périodique de l'assise génératrice subéro-phellodermique, déplacement qui peut être complet ou rester incomplet, intercale dans les couches de liège des couches ou des îlots de phelloderme à éléments cellulosiques, qui eux aussi peuvent être mis à nu ; en ces points, le feuilleté réalisé par le liège tubulaire n'existe plus et le degré de pénétrabilité est réduit presque à rien ; les éléments du thalle se développent donc presque complètement à la surface du substratum, et la structure étagée décrite chez les écorces lisses est réduite au maximum : le thalle est complètement épiphléode.

Après ce schéma des variations que peut présenter le thalle d'une même espèce de Graphidée sur l'écorce d'une même essence à différents états, il nous reste à voir comment il est modifié par les divers lièges d'essences différentes, même jeunes et lisses. Je me restreindrai à quelques types plus communs ou plus extraordinaires par leur allure.

1° *Houx.* — Ici le liège est assez différent de celui du Châtaignier ; il appartient bien encore au type de liège tabulaire : les cloisons tangentielles sont sur le même plan, de sorte qu'une coupe transversale montre une série de bandes bien parallèles entre elles et parallèles à la surface ; mais chaque cellule possède une membrane notablement plus épaisse sur sa face tangentielle externe ; les cloisons normales à la surface sont minces et courtes : il est évident que ces minces cloisons n'offrent pas une grande résistance à la traction et que la rupture se produit d'ordinaire à leur niveau ; plus rarement un décollement se produit au niveau de la lame moyenne de deux couches contiguës de liège.

Le Houx est le substratum de prédilection du *Graphis elegans* : des troncs entiers de Houx arborescents en sont couverts. En coupe transversale, on constate une pénétration assez profonde, atteignant quatre ou cinq travées de liège dans

lesquelles se distribue le thalle, renfermant partout des gonidies ; il y a plus de travées occupées que sur le Châtaignier, mais chacun des intervalles est moins épais.

2° *Néflier.* — Le liège de Néflier, comme celui de nombreuses Rosacées, est un liège tabulaire, remarquable par l'épaisseur des membranes tangentielles et la faiblesse des cloisons normales à la surface : les premières atteignent jusqu'à 10 μ, tandis que les secondes ne dépassent pas 1 μ. Les premières résistent bien à la traction, les secondes se déchirent au contraire très facilement ; les thalles de *Graphis* que j'y ai étudiés (*G. inusta*) sont distribués principalement dans les deux premières travées et surtout dans la première ; le thalle est d'ailleurs complètement recouvert par une épaisse bande de liège, constituée par les membranes externes de la première couche de cellules restant adhérentes entre elles, tandis que les cloisons normales, cédant facilement à la traction produite par la prolifération des éléments, sont toutes brisées; ce premier intervalle est assez distendu, le second l'est beaucoup moins, et l'ensemble de l'épaisseur du thalle est moins considérable que dans l'écorce de Châtaignier.

3° *Abies.* — J'emploie à dessein ce nom imprécis. On a donné le nom de *Graphis abietina* à un *Graphis* du groupe *scripta*, caractérisé, disent les auteurs [Malbranche (*24*, p. 99)], Olivier (*28*, p. 179) par un thalle épiphléode, et végétant sur les *Abies.* Or je possède deux échantillons étiquetés sous ce nom : l'un de Shœrer lui-même, auteur du nom (*Lich. Helv. exsic.*, n°s 90-92), l'autre de Harmand (*L. gall. præc. exsic.*, n° 197); le seul point de ressemblance que j'y trouve, c'est que tous deux se trouvent sur une écorce d'*Abies.* L'échantillon de Schœrer a un thalle écailleux, pulvérulent, qui présente bien les caractères épiphléodes ; mais celui de Harmand est remarquablement lisse et aussi hypophléode qu'on peut le souhaiter. Il me semble que tout s'explique simplement par la confusion de deux *Abies* : l'Épicéa *A. Picea* Mill. (*Picea excelsa* Link.) et le Sapin *A. pectinata* D. C. ; l'échantillon de Schœrer appartient à la première, celui de Harmand à la seconde ; or les lièges de ces deux espèces de Conifères sont loin de se comporter de la même

façon : sans longue observation, on se rend compte que le tronc de l'Épicéa devient de bonne heure écailleux, tandis que celui du Sapin proprement dit reste lisse : le liège du premier n'a pas l'élasticité du second. Il est naturel que le sort du thalle d'un Lichen crustacé qui s'établit dans ces lièges se ressente de cette différence : dans le premier cas, le mince revêtement de liège étant brisé, désarticulé, le thalle est mis à nu, et il apparaît épiphléode; dans le second cas, le liège restant suffisamment intact, le thalle demeure hypophléode.

Dans mes récoltes d'Herbignac, je possède de nombreux échantillons de *G. dendritica* sur Épicéa : ils ont tous, eux aussi, l'aspect épiphléode, et une allure des lirelles, différente de celle qu'on leur trouve sur les autres essences, mais remarquablement identique d'un échantillon à l'autre.

4° *Lierre.* — Le liège du Lierre présente des caractères particuliers assez remarquables.

En coupe tangentielle (Pl. III, fig. 5), les cellules apparaissent polygonales ; leurs dimensions sont sensiblement égales suivant la verticale et suivant l'horizontale, tantôt un peu plus larges que hautes, tantôt plus hautes que larges ; souvent elles sont mieux alignées suivant la verticale que suivant l'horizontale ; en conséquence, la tache lichénique est le plus ordinairement circulaire; mais parfois elle est plus haute que large, à l'opposé de ce qu'on observe le plus fréquemment sur les autres écorces ; pour les mêmes causes, la direction des lirelles est de même souvent verticale, au lieu d'être horizontale, cas le plus fréquent avec les autres écorces.

En coupe transversale (Pl. V, fig. 16), les cellules ne montrent pas l'alignement qui caractérise le liège tabulaire ; elles sont plus ou moins rectangulaires, avec une épaisseur deux ou trois fois moindre que les autres dimensions; la paroi subérifiée est très mince, mais la soudure de la membrane de deux cellules adjacentes est très intime; les parois tangentielles et les parois normales ont sensiblement la même épaisseur. Il en résulte que la traction, provoquée soit par l'accroissement de l'arbre, soit par la prolifération des éléments du thalle, aboutit aussi souvent à une rupture de la cloison totale qu'à un décollement au niveau de la lame moyenne.

A la paroi subérifiée s'ajoutent intérieurement des couches membraneuses qui s'accumulent sur la paroi interne, rejetant de plus en plus vers l'extérieur le protoplasma, réduit, à la fin, à une petite masse, d'où rayonnent de fins canalicules à travers les couches stratifiées. Celles-ci ne sont certainement pas subérifiées de la même façon que l'enveloppe : elles ne prennent pas du tout le soudan, qui colore l'enveloppe en rouge ; elles ne sont pas non plus de cellulose pure ; mais, d'après les diverses réactions réalisées, elles se rapprochent plus de la cellulose que de la subérine. De nature membraneuse, elles s'éloignent encore plus de la matière brunâtre qui remplit souvent les cellules de liège dans les autres essences : tandis que celle-ci, mise à jour par les déchirures, disparaît (Pl. II, fig. 3, 4), résorbée peu à peu par les éléments du thalle, la matière incolore stratifiée du Lierre se retrouve intacte dans les couches les plus extérieures du thalle (Pl. V, fig. 16).

La présence de ces couches d'épaississement, qui finissent par remplir ou presque la cellule de liège, a pour conséquence d'empêcher l'écrasement tangentiel de cette cellule, ainsi que l'étirement transversal, tels qu'on peut les constater ailleurs : il en résulte que la traction due à l'épaississement de la tige aboutit de bonne heure à des décollements ou des déchirures en lignes longitudinales plus ou moins régulières. C'est surtout dans ces fentes que se rencontrent les éléments du thalle ; sur les lèvres de ces fentes, les éléments du Lichen profitent du moindre décollement pour s'y glisser et s'y développer (Pl. V, fig. 16). Mais la croissance lente du Lierre, la résistance des membranes du liège font que la désagrégation est toujours peu profonde : deux ou trois travées de liège seulement sont habitées.

L'extension en profondeur étant ainsi réduite, une double conséquence en résulte :

a. Le thalle n'a pas l'espace suffisant pour différencier ses différentes couches : il se présente comme une masse plus ou moins « homéomère ». Les deux espèces que j'y ai rencontrées et étudiées, *Opegrapha atra* (Pl. V, fig. 16) et *O. vulgata* (Pl. IV, fig. 12), ne présentent pas de différence notable ; *O. atra* semble cependant avoir une végétation un peu plus

intense et un pouvoir de pénétration plus grand : son thalle est d'un blanc plus pur que celui d'*O. vulgata*, qui a de son côté un aspect plus pulvérulent ;

b. le thalle, en multipliant ses éléments, déchire de bonne heure et réduit en miettes sa légère couverture de liège : il apparaît alors en partie « épiphléode ». Par suite de cette faible compression du thalle, les gonidies sont plutôt globuleuses : elles n'apparaissent étirées que dans les intervalles étroits où le thalle fait effort pour s'insinuer (Pl. V, fig. 16).

5° *Cerisier.* — Le liège du Cerisier sauvage ou Merisier possède des particularités qui l'éloignent nettement de la plupart des autres lièges : seul, parmi les arbres communs, le Bouleau s'en rapproche à ce point de vue. En coupe tangentielle (Pl. III, fig. 8), les cellules se présentent beaucoup plus allongées dans le sens horizontal que dans le sens vertical : elles sont six, sept et même dix fois plus larges que hautes : il ne faut pas aller chercher ailleurs la raison de l'extension du thalle suivant l'horizontale et l'uniformité de direction des lirelles, toutes droites et parallèles entre elles ; le thalle et les lirelles suivent naturellement le fil de l'écorce : les déchirures et les décollements se produisent dans la direction qui présente le moins d'obstacles. Une simple expérience met en évidence cette direction : si l'on essaie de déchirer à la main un lambeau d'écorce de Merisier, la déchirure se produit sans peine, régulière et droite, dans la direction horizontale ; elle offre beaucoup plus de résistance et d'irrégularité dans la direction verticale, qui présente six à dix fois plus de cloisons que la première et plus d'irrégularité dans la disposition des membranes.

En coupe transversale (Pl. IV, fig. 13), on constate une grande épaisseur de liège : toutes les couches sont formées de liège mou, à parois minces, dont les cellules sont vides ; les couches les plus jeunes ont une section rectangulaire, mais, au fur et à mesure qu'on se rapproche de la surface, par suite de l'épaississement de l'arbre, les couches sont plus pressées les unes contre les autres ; les cloisons normales à la surface se contournent en zigzag, et les cloisons tangentielles finissent par être en contact.

Ce liège mou est très élastique et offre une grande résistance aux déchirures ; le thalle de *Graphis scripta* (Pl. IV, fig. 8), par exemple, n'y pénètre qu'avec de grandes difficultés, surtout les éléments gonidiens moins déliés. La résistance au décollement est encore plus considérable : une coupe transversale verticale, donc présentant les cellules de liège suivant leur petite dimension, offre, par suite, un aspect tout particulier : dans les régions où le thalle est le plus développé, comme au voisinage d'une apothécie, les cellules du liège habité sont distendues comme celles des couches profondes, chacune contenant d'ordinaire une seule hyphe, qui a suivi la direction horizontale de faible résistance et qui se présente dès lors en section transversale : la cellule s'est distendue, mais la membrane n'a pas cédé à l'effort d'écartement, et l'espace reste trop étroit pour permettre la pénétration de la gonidie. De larges zones du thalle sont ainsi dépourvues d'Algue, surtout en profondeur : tandis qu'on rencontre des hyphes encore à deux dixièmes de millimètre, la zone à gonidies ne dépasse pas un dixième; la désagrégation superficielle du liège, plus avancée qu'en profondeur, permet à celles-ci de s'établir ici et là, mais en îlots irréguliers : l'aspect de la coupe diffère considérablement de ce qu'on voit dans une écorce à liège tabulaire (Pl. II, fig. 4).

Ainsi donc aux particularités extérieures s'ajoutent des particularités internes ; les unes et les autres s'expliquent par les particularités du liège.

D'après ces quelques exemples que je ne veux pas multiplier, il est clair que la nature du substratum joue un rôle de premier ordre dans l'allure externe et interne du thalle. S'il fallait classer à ce point de vue les diverses écorces, je distinguerais :

1° Les écorces lisses à liège tabulaire, dont les membranes tangentielles sont disposées en travées régulières et dont les membranes normales à la surface sont minces : un tel liège se laisse plus facilement débiter en lamelles, entre lesquelles les éléments du Lichen se développent avec la plus grande régularité ; ce type offre d'ailleurs des variations, suivant que les membranes tangentielles sont plus ou moins épaisses, offrant

plus ou moins de résistance à la traction, et suivant que les membranes normales sont plus ou moins minces, offrant plus ou moins de résistance à la rupture ;

2° Les écorces lisses à liège mou, dont les membranes tangentielles ne sont pas alignées en travées et ont la même épaisseur que les membranes normales : les déchirures y sont moins fréquentes que dans le liège tabulaire, et les décollements plus fréquents, mais se produisant irrégulièrement ;

3° Les écorces rugueuses, sillonnées de profondes crevasses et présentant souvent des zones de phelloderme mises à nu.

La profondeur de pénétration et la régularité de la distribution des éléments du thalle atteignent leur optimum dans le premier type, leur minimum dans le troisième.

On se convaincra, d'un seul coup d'œil, de l'influence des divers substratums sur la structure du thalle, en comparant les figures 9 à 12 (Pl. IV), qui représentent des thalles d'*Opegrapha atra* sur écorces variées, les figures 14 à 16 (Pl. V) représentant des thalles d'*O. vulgata,* les figures 4 et 13 (Pl. II et IV) représentant, la première, un thalle de *Graphis elegans* (du même type que *G. scripta*) sur Châtaignier; la seconde, un thalle de *G. scripta*, sur Merisier.

IV. — Variations du lichen avec l'age.

Ces variations sont principalement de deux sortes : une production et une accumulation d'oxalate de chaux chez certaines espèces, d'une part, et, d'autre part, une modification de l'allure extérieure de la tache lichénique, qui d'hypophléode la fait paraître épiphléode.

Sur les écorces lisses, le thalle encore jeune (ou le bord libre d'un thalle déjà âgé) est complètement hypophléode et ne contient pas d'oxalate. Au fur et à mesure que le Lichen vieillit et qu'il s'étend à la périphérie, ses parties centrales ne meurent pas pour cela : la partie végétative, aussi bien que la lirelle, conserve une vitalité qui dure de très nombreuses années. La lirelle renouvelle chaque année, aux mêmes points, sa production d'asques et de spores, tandis qu'elle s'allonge à ses extrémités ; au bout d'un temps assez long, les parties

les plus âgées cessent de fonctionner, l'hyménium se désagrège, et il ne reste de la lirelle que le périthèce sombre ; le simple examen à la loupe, au mieux au binoculaire, offre souvent de ces aspects : la lirelle, au point originel, se montre vide. Pendant ce temps, les éléments du thalle ne sont pas restés à un état stationnaire : ils ont proliféré, et le thalle s'est épaissi ; mais la pénétration en profondeur, réduite d'ailleurs par les nécessités biologiques (besoins d'air et de lumière), n'a pas suivi dans les mêmes proportions : il s'ensuit que le thalle finit par déchirer son revêtement de liège en s'étendant du seul côté libre, qui est l'extérieur, et il apparaît alors pulvérulent, épiphléode ; les thalles qui parviennent plus tardivement à ce stade sont naturellement ceux qui se développent à l'origine à une plus grande profondeur, par exemple ceux de *Graphis Lyellii* et d'*Opegrapha atra* : ceux-ci, même âgés, conservent donc leur aspect hypophléode.

Je l'ai déjà fait remarquer, même quand le thalle est devenu pulvérulent, épiphléode, la couche à gonidies ne devient pas pour autant immédiatement superficielle : elle reste recouverte par un complexe de cellules de liège désagrégé, d'hyphes corticales et de gonidies mortes, le tout constituant ce que Elenkin appelle la « zone épinécrale », zone que Bachmann (*3*) a retrouvée dans les Lichens crustacés calcicoles.

Le thalle âgé des *Graphis* contient très souvent une quantité considérable de cristaux d'oxalate ; certains thalles en sont tellement remplis à tous les niveaux que les éléments normaux ont presque disparu : quand ce cas est réalisé, on constate que les lirelles sont plus ou moins stériles. Cette accumulation de cristaux dans le thalle a pour résultat de le rendre plus pulvérulent encore et plus blanc. Parmi les *Graphis*, *G. scripta* paraît le plus porté à cette production abondante ; mais j'ai trouvé aussi de grandes quantités de cristaux chez *G. dendritica*, *G. sophistica*.

La production d'oxalate semble dépendre en même temps de la nature du substratum : c'est ainsi que *G. elegans*, qui présente peu d'oxalate sur le Houx, en présente des quantités assez considérables sur le Châtaignier, le Chêne... D'ordinaire,

les cristaux ne sont pas uniformément distribués dans le thalle : ils se rencontrent le plus souvent accumulés en massifs, massifs parfois assez considérables pour produire extérieurement de petites verrues, visibles à l'œil nu, comme HUE (*18*, p. 97) en a signalé, sans en dire la nature.

L'accumulation de cristaux est surtout abondante au bord des apothécies : elle est spécifique chez *Graphis Lyellii* ; mais on peut la rencontrer accidentellement bien marquée ici où là, par exemple chez *Opegrapha herpetica*, où elle détermine la variété *subocellata* des auteurs.

Quand le Lichen végète sur une écorce à liège peu pénétrable, son extension en surface étant lente, sa prolifération sur place est plus accentuée ; les couches extérieures de liège se désagrègent plus vite; l'oxalate s'accumule en plus grande quantité : le thalle apparaît donc très pulvérulent et très blanc ; en même temps, les lirelles, qui sont apparues très rapprochées, arrivent en se développant à se toucher ou presque : c'est un cas semblable que les auteurs appellent variété *spathea*.

V. — MODE D'EXTENSION DES ÉLÉMENTS DU THALLE DANS LE SUBSTRATUM.

Les éléments du thalle, hyphes et gonidies, exercent-ils une action propre de perforation ou de dissolution sur les membranes cellulaires du substratum, ou bien sont-ils réduits à profiter des déchirures et des décollements dus à d'autres causes?

FRANK (*10*) est le premier qui ait exprimé une opinion nette à ce sujet. En plusieurs endroits de son mémoire, il attribue en particulier aux gonidies *Trentepohlia* (*Chroolepus*) le pouvoir de perforer les membranes de liège. A propos de sa figure 8, représentant une portion de thalle de *Graphis scripta* en voie de développement, il écrit (p. 155) : « Au milieu, il est à noter qu'une courte chaîne de *Chroolepus* pénètre d'une cellule supérieure à une cellule plus profonde du liège à travers la cloison qui les sépare. » Il dit encore plus loin (p. 162) : « Le *Chroolepus* vivant en liberté ne pénètre pas seulement dans

les fentes existant d'avance, sous les lamelles dissociées des parties externes du périderme, mais il a aussi la faculté de pénétrer dans les cellules en tissu compact, en les perforant » ; et il renvoie à sa figure 10.

Lindau (*23*), qui est d'un avis contraire, attribue à plusieurs reprises l'opinon de Franck à Bornet. « Sa figure 6 de la planche VI, dit-il (p. 3), montre quelques cellules de périderme de Hêtre, chez lesquelles un filament de l'Algue croît à travers la membrane cellulaire. » La figure en question du mémoire de Bornet rappelle en effet celle de Frank, et Lindau sans doute a été trompé par cette ressemblance ; mais nulle part Bornet n'a attribué pareille signification à son dessin. Dans l'explication des planches, Bornet dit en effet : « fig. 6, autre filament dont un rameau s'est pelotonné à l'intérieur d'une des cellules corticales » ; et dans le texte (p. 14) : « Sous la cuticule du Hêtre vivaient de nombreuses colonies de *Trentepohlia* dont les filaments *rampaient entre les couches extérieures de l'écorce* en se contournant de la façon la plus irrégulière. » Lindau ne renvoie pas d'ailleurs au texte de Bornet, et la lecture attentive de celui-ci montre que nulle part il n'a soutenu l'opinion combattue par Lindau : la phrase citée semblerait plutôt dire le contraire. Frank, dont le travail est postérieur à celui de Bornet et qui le cite, ne fait point intervenir l'autorité de celui-ci pour appuyer sa façon de voir. Fünfstück (*15*, p. 23) commet la même erreur au sujet de Bornet; visiblement, il s'en est rapporté à Lindau.

Lindau (*23*) s'est spécialement occupé, dans son mémoire, du mode de pénétration des hyphes et des gonidies dans le périderme. Ses conclusions sont nettement opposées à celles de Frank. Pour lui, « l'extension des hyphes est uniquement intercellulaire ; il n'y a jamais de perforation de membranes ; le *Trentepohlia umbrina* se comporte absolument de même ». Ses figures montrent bien, en effet, que l'extension des éléments du thalle sont toujours en relation avec un décollement ou une rupture des membranes du liège.

Elfving (*9*, p. 34) admet que les gonidies d'*Arthonia radiata*, dans leur croissance, percent les membranes cellu-

laires, mais cela en passant, sans insister et sans en fournir de preuves : il s'en rapporte évidemment à Frank, qu'il cite, tandis que Lindau n'est pas mentionné dans sa bibliographie.

Pour ma part, je partage tout à fait l'opinion de Lindau.

Tout d'abord, comme le fait remarquer celui-ci, les figures sur lesquelles s'appuie Frank pour admettre une action perforante et dissolvante de la part des hyphes et des gonidies ne conduisent point à pareille conclusion. La figure 8 de Frank est une coupe normale à la surface du thalle ; elle montre bien que le *Chroolepus* passe d'une cellule à une autre, mais non que la cloison est percée par lui : il est visible, au contraire, que cette cloison a été rompue, évidemment par la prolifération des hyphes en ce point ; les deux morceaux existent encore, assez écartés pour livrer passage à la gonidie, bien plus écartés d'ailleurs qu'il n'est nécessaire à ce passage et que la théorie de la perforation ne le demande. La figure 10 de Frank est une coupe tangentielle, dans laquelle sont superposées des cellules de liège et un filament de *Chroolepus* : elle montre bien que le filament dépasse la limite de plusieurs cellules, mais pas du tout que les cloisons normales à la surface sont percées.

Au contraire, ces cloisons supposées percées apparaissent intactes, et l'impression qu'on retire de l'examen du dessin, c'est que le *Chroolepus* s'est glissé entre deux couches de cellules décollées l'une de l'autre, ou bien qu'il a profité de la rupture des cloisons radiales, plus minces et plus exposées à la traction, pour pénétrer à l'intérieur même des cellules : une coupe normale à celle de la figure pourrait seule nous renseigner sur le mode exact de pénétration, et c'est surtout l'étude des coupes normales à la surface qui conduit à la conviction contraire.

Dès le début de mes recherches et sans cesse j'ai porté mon attention sur ce point spécial de l'extension des éléments du thalle : jamais je n'ai vu trace d'une perforation, ni au travers d'une cloison tangentielle, ni au travers d'une cloison radiale ; point de ponctuations, indices d'un passage d'hyphe ou de gonidie; point d'amincissements au seul contact, indices

d'une action dissolvante. Une série de faits positifs démontre bien la réalité du processus vu par Lindau.

1° La profondeur de pénétration du thalle dans l'écorce n'est pas en relation avec la pénétrabilité physique et chimique des éléments du périderme; c'est plutôt le contraire qui est vrai : pour une espèce donnée de Graphidée, le thalle est moins épais, la pénétration moins profonde dans un liège mou, à minces parois, que dans un liège tabulaire, à parois plus épaisses, et le minimum de pénétration se rencontre quand le substratum est formé de phelloderme, à parois cellulosiques. Dans le liège tabulaire, les parois tangentielles sont plus épaisses que les parois normales à la surface : celles-ci cèdent assez facilement à la traction, tandis que les premières offrent une plus grande résistance : il en résulte que le liège se débite en lames parallèles, étagées, plus ou moins étendues, séparées les unes des autres par les éléments du thalle, qui prolifèrent dans les intervalles et qui, en proliférant, produisent de nouvelles déchirures à la périphérie. Les travées de liège ainsi formées des parois tangentielles, qui sont restées soudées entre elles, portent, sur chaque face, les débris des parois normales à la surface ; la résistance au décollement de ces travées sert de point d'appui aux éléments du thalle en prolifération, et la déchirure des parois normales s'étend à la périphérie de l'espace occupé. La croissance en épaisseur de l'arbre provoque, de son côté, des ruptures ou des décollements suivant les génératrices du tronc : de nouveaux étages plus profonds sont ainsi rendus accessibles aux hyphes et aux gonidies. Dans le liège mou, au contraire, les parois minces des cellules sont beaucoup plus souples et résistent beaucoup mieux à la traction ; quand elles cèdent, c'est d'une façon tout irrégulière, toute locale pour ainsi dire, sans se débiter en lamelles parallèles : les voies de pénétration sont donc plus réduites. Sur les écorces un peu âgées, des îlots de phelloderme peuvent devenir superficiels et servir de support à une Graphidée, comme aux autres Lichens corticaux ; c'est alors que la pénétration est réduite à son minimum et que le Lichen, normalement hypophléode, prend les allures d'un Lichen épiphléode. *A priori*, il semble que, si la pénétration est due à une action

dissolvante des hyphes ou des gonidies, la cellulose pure doit offrir moins de résistance que la cellulose subérifiée et les membranes minces moins que les membranes épaisses : le fait général que je viens de décrire ne répond pas à cette conception.

2° Les cellules de liège de nombreuses écorces contiennent souvent, quoique d'une façon inégale, une matière brunâtre ou jaunâtre qui remplit complètement la cellule. Quand les déchirures dues aux tractions ont éventré les cellules de liège, cette matière brune disparaît peu à peu, digérée par les hyphes (Pl. II, fig. 3, 4) : les cellules les plus profondes récemment atteintes en contiennent encore une bonne part, tandis que dans les couches superficielles on n'en voit plus. Mais il peut arriver que les efforts de traction n'aboutissent ici ou là qu'à un décollement des parois cellulaires, et il n'est pas rare de trouver en plein thalle une ou plusieurs cellules de liège dont la paroi est restée intacte : quoique entourée de tous côtés par des gonidies et des hyphes plus ou moins avides de leur contenu, ces cellules conservent leur matière brune ou jaune (mêmes figures) ; les éléments du thalle ne semblent donc pas jouir de propriétés perforantes ou dissolvantes.

3° J'aurais pu réunir un grand nombre de dessins montrant que les éléments du thalle profitent des décollements et des déchirures, pour s'étendre en surface et en profondeur : dans cette extension, les hyphes vont de l'avant, les gonidies ne sont qu'entraînées ; je me contenterai d'en produire quelques-uns.

La figure 14 (Pl. V), prise sur une coupe d'*Opegrapha vulgata*, montre un cas typique d'invasion en profondeur, à travers le couloir ménagé entre deux cellules de liège. Les hyphes sont passées les premières et ont envahi l'étage inférieur, dont le plancher est du phelloderme et semble bien, lui, devoir rester impénétrable ; une gonidie est engagée dans le couloir : trop large pour pénétrer sans effort, elle s'est amincie, étirée : une hyphe l'entraîne avec elle.

L'impénétrabilité du substratum est la raison principale de l'extension réduite du thalle ; quand, pour une raison ou pour une autre, des espaces relativement considérables lui sont

offerts, il s'y développe jusqu'à les remplir. Le même échantillon d'*Opegrapha vulgata* m'a fourni la figure 22 (Pl. VI) ; une cavité s'est produite sous une lirelle, cavité limitée vers l'extérieur par des travées de liège et vers l'intérieur par du phelloderme ; cette cavité est remplie d'hyphes rhizoïdes, qui se sont étendues dans tous les sens, mais en laissant absolument intact le plancher phellodermique.

La figure 21 (Pl. VI) montre un thalle de *Graphis sophistica* posé sur un substratum que la traction de croissance, sans doute, a fendillé, tandis que le thalle est intact au-dessus : dans la fente, assez étroite, les hyphes se sont précipitées et atteignent jusqu'au fond.

La figure 23 (Pl. VI) est peut-être plus suggestive encore : ici, la traction a brisé non seulement le substratum, mais aussi le thalle du Lichen ; cette fois, les gonidies elles-mêmes ont accompagné les hyphes en profondeur ; de chaque côté de la fissure, hyphes et gonidies ont pénétré entre les travées de liège, et, fait digne de remarque, il semble que les gonidies superficielles ont quitté leur situation normale pour s'enfoncer dans les profondeurs : au voisinage de la fente, la couche à gonidies est presque vide d'Algues.

Ces faits et d'autres semblables permettent-ils de conclure que tous les Lichens qui vivent sur les écorces sont incapables d'exercer la moindre action dissolvante sur la cellulose? Les conclusions de Lindau (*23*, p. 63) semblent vouloir s'étendre jusque-là. Friederich (*11*, p. 401) lui oppose ses propres observations. Dans son mémoire qui traite des Lichens silicicoles, il a ajouté quelques détails touchant le mode de fixation d'*Usnea barbata* sur l'écorce de *Pinus Cembra* : il constate une avance profonde de cordons d'hyphes et une pénétration des tissus vivants ; dans quelques rares cas, il décèle une perforation de la membrane cellulosique par les hyphes.

En résumé, l'établissement du thalle des Lichens hypophléodes se réalise donc d'après le schéma suivant. L'accroissement en épaisseur de l'arbre produit des craquelures longitudinales dans les couches les plus exterieures du liège ; dans ces légères fissures peuvent se fixer les premiers éléments du thalle, qui en proliférant en surface s'enfoncent ensuite dans

les cellules ouvertes ou dans les étroits espaces de décollements et de déchirures produits par la traction ; en proliférant en épaisseur, ils distendent ces espaces, produisant à leur tour des déchirures des parois normales plus minces, ou des décollements au niveau de la lame moyenne des cellules de liège ; il en résulte, du fait même de la multiplication des éléments du thalle, une extension en surface et même une extension en profondeur de l'espace habitable. L'extension en profondeur est encore rendue possible, avec le temps, grâce à de nouvelles fissures longitudinales dues à la croissance de l'arbre.

L'extension en surface est plus ou moins régulière suivant la plus ou moins grande régularité de la distribution des cellules du liège : cette régularité atteint sa perfection dans le liège tabulaire, à parois tangentielles épaisses alignées, à parois normales amincies, se déchirant sous l'effort d'une faible traction dans la direction radiale ; elle présente son minimum dans le liège mou à parois tangentielles alternantes, à parois normales aussi épaisses que les parois tangentielles, les unes et les autres souples et relativement résistantes.

J'en arrive ainsi à discuter les notions d'*hypophléodisme* et d'*épiphléodisme*. Il est difficile de se faire une idée exacte de ces deux termes, si l'on s'en rapporte aux systématiciens. Pour qu'un thalle soit hypophléode, faut-il qu'il soit entièrement caché dans l'ecorce, les fructifications seules apparaissant au dehors ? Ou bien suffit-il que la partie principale, la zone à gonidies par exemple, y soit contenue ? C'est la première façon de voir qui semble admise généralement : on trouve souvent, dans les ouvrages descriptifs, des descriptions telles que celle-ci : thalle d'abord hypophléode, puis épiphléode ; c'est-à-dire, tache d'abord lisse, limitée extérieurement par une couverture de liège, puis tache pulvérulente, dont la croûte est formée par des éléments thallins. S'il faut s'en tenir à cette notion, les Lichens vraiment hypophléodes, le restant toute leur vie, se réduisent à un petit nombre : dans les Graphidées, je ne vois guère que *Graphis Lyellii* qui y réponde parfaitement.

Mais il semble peu logique de définir un caractère, en tenant égal compte des tendances spécifiques et des variations dues

aux circonstances : les premières seules doivent entrer en ligne de compte. Dès lors, la notion d'hypophléodisme devient nette et a une signification biologique : le thalle est hypophléode, quand il a tendance à se développer dans l'écorce, c'est-à-dire à enfoncer hyphes et gonidies, et surtout celles-ci, dans le substratum ; les difficultés qu'il rencontre à les y introduire et à les y maintenir ne changent rien à cette propriété, qui seule doit compter.

Ce point de vue accepté, il faut reconnaître que les Graphidées d'écorce sont, dans leur ensemble, hypophléodes ; quelques-unes ont bien toujours leur thalle superficiel, comme *Opegrapha lyncea* ; mais on les rencontre toujours sur des écorces rugueuses, substratum impénétrable, et, par comparaison avec les autres, on peut dire que leur défaut de pénétration ne provient pas d'une absence de la tendance commune, mais de la qualité du substratum. Pourquoi ce substratum est-il habituellement une écorce impénétrable? Est-ce question de préférence nutritive, ou question de concurrence vitale ? Je ne suis pas en mesure de me prononcer.

Dans le cas très général, pour peu que l'écorce soit pénétrable, le thalle jeune est toujours contenu dans le liège ; il ne devient saillant qu'avec l'âge et suivant son degré normal de profondeur, ainsi que suivant le degré de pénétrabilité du liège.

J'ajoute que ces faits, très généraux chez les Graphidées françaises, se réalisent également, dans la plupart des cas, chez les autres Lichens crustacés d'écorce : les *Lecidea*, les *Lecanora*, les *Verrucaria*, la plupart des *Pertusaria*, que j'ai rencontrés voisinant avec les Graphidées, sur les écorces lisses, ont également leur thalle, et spécialement leur couche à gonidies, caché sous une ou plusieurs couches de liège. Je ne vois guère d'exception bien nette que chez certains *Pertusaria*, tel que *P. communis* Ach., étudié par Frank (*10*, p. 180), espèces qui, d'ailleurs, ne représentent pas les premiers habitants des écorces. Ici le thalle tout entier, — cortex bien développé, zone à gonidies, médulle, — est en dehors de l'écorce : seules quelques hyphes rhizoïdes pénètrent dans le substratum. Un pareil exemple, d'ailleurs, fait mieux ressortir encore la nature hypophléode de la grande majorité des Lichens crustacés d'écorce.

TROISIÈME PARTIE

ORGANES REPRODUCTEURS

Je n'ai pas l'intention de traiter ici la question entière de l'apothécie des Graphidées ; je veux seulement, en rappelant les caractères généraux classiques, apporter quelques nouveaux faits.

Caractères extérieurs et développement de l'apothécie.

On sait que l'apothécie des Graphidées est caractérisée par une forme allongée, due à ce que sa croissance, au lieu de rester symétrique par rapport au point initial, comme c'est le cas général chez les Lichens, est beaucoup plus intense dans un sens donné. Cette propriété est plus ou moins marquée à travers le groupe, le plus fortement dans le genre *Graphis*, le moins dans le genre *Arthonia* ; elle varie d'ailleurs considérablement dans la même espèce pour les mêmes raisons qui font varier l'allure du thalle. L'apothécie naissant en profondeur sous un certain nombre de couches de liège, sa croissance est gênée par la résistance du liège au décollement ou à la déchirure : dans un liège à cellules isodiamétriques et non disposées en lignes, elle est plus large, plus courte, plus sinueuse, sans direction fixe, et elle a tendance à se bifurquer davantage ; dans le cas, opposé à l'extrême, d'un liège à cellules beaucoup plus longues que larges, sur le Cerisier ou le Bouleau par exemple, les lirelles sont très allongées, droites, simples, parallèles entre elles et parallèles à la grande dimension des cellules du liège.

Cette dépendance de la lirelle à l'égard du substratum est à faire ressortir : chez les autres Lichens crustacés d'écorce, un

Lecanora par exemple, l'apothécie devient de bonne heure complètement émergée; les tissus fertiles se multiplient autour du point central dans l'espace libre : l'apothécie reste symétrique, à contour arrondi ; chez les Verrucaires, l'apothécie naît et demeure bien en profondeur, mais son centre de croissance a peu de tendance à s'étendre; elle reste petite et circulaire ; chez un *Graphis*, au contraire, le point de croissance, apparu en profondeur, s'étend en profondeur ; la tendance naturelle à l'allongement est donc diminuée ou exagérée par la disposition et la résistance des éléments du substratum.

Cette tendance naturelle à l'allongement, caractéristique du groupe, n'est pas niable : alors même que les cellules du liège sont isiodiamétriques, l'apothécie reste « lirelliforme » ; mais la cause qui décide le point primitif de croissance à s'étendre dans un sens plutôt que dans un autre réside dans la nature du substratum, comme la nature du terrain conditionne l'allure des galeries de la taupe ; avec cette différence toutefois que la taupe possède un pouvoir de perforation et de destruction que ne possède pas la lirelle : la prolifération du point de croissance provoque, sur son pourtour, un décollement ou une déchirure, ménageant ici ou là un espace libre où le tissu fertile continue à se développer.

Ici, d'ailleurs, il faut noter des différences génériques et spécifiques : dans le genre *Arthonia*, le centre de croissance manifeste une plus grande indifférence à se déterminer pour une direction ou une autre : l'apothécie est souvent maculiforme ou étoilée ; dans le genre *Graphis*, cette propriété se retrouve chez les types « dendritiformes » (*G. dentritica*, *G. Lyellii*), tandis que chez les autres (*G. scripta*, *elegans*, *sophistica*) la croissance se localise en deux points opposés, et la lirelle s'étend en ligne ; dans le genre *Opegrapha*, ce dernier processus est général : la disposition étoilée qu'on y peut observer ne provient pas d'une ramification en éventail d'un point de croissance unique, mais du développement rayonnant de plusieurs centres de croissance voisins, et ce rayonnement des lirelles correspond à un rayonnement des éléments du liège.

Je n'ai malheureusement pas le moindre fait à fournir tou-

chant la toute première origine de l'apothécie : l'abondance des appareils ascosporés et des spermogonies semble pourtant riches de promesses à des recherches dans cette direction : elles n'étaient pas dans le plan de ce travail, et je ne puis que me promettre de le compléter dans ce sens.

L'apothécie, observée au stade où déjà l'hyménium forme un noyau bien visible, apparaît en profondeur, dans la couche inférieure de la zone à gonidies ; d'abord sans enveloppe différenciée, ce noyau se recouvre bientôt d'un léger voile noir, formé par des éléments mycéliens cutinisés : chez *Graphis elegans*, c'est, dès le début, un plectenchyme à éléments parallèles entre eux et parallèles à la direction de la lirelle. Au fur et à mesure que l'hyménium s'accroît en hauteur, atteignant et dépassant le niveau du thalle, ce voile protecteur s'épaissit et s'étend sur les côtés du noyau suivant le degré d'émergence de l'apothécie; dans le genre *Arthonia*, l'apothécie émerge peu ou pas, le voile protecteur se réduit souvent à un léger épithécium constitué par les extrémités cutinisées des paraphyses; dans le genre *Graphis*, on trouve tous les degrés d'émergence, depuis *G. sophistica*, où la lirelle apparaît comme un mince filet noir entre les lèvres soulevées et déchirées du thalle, jusqu'à *G. elegans*, où la lirelle est presque complètement sessile : Chez *G. sophistica*, on peut voir, en coupe, un périthécium limité à la partie supérieure, atteignant souvent moins du tiers de la hauteur; chez *G. elegans*, le périthécium descend jusqu'à la base et parfois s'étend légèrement sous la lirelle; *G. scripta* offre une émergence et un développement intermédiaires du périthécium ; dans le genre *Opegrapha*, qui occupe, à ce point de vue, l'extrémité de la série, la lirelle est franchement sessile d'ordinaire, et le périthécium est complet, avec un hypothécium noir plus ou moins développé. Pour une espèce donnée, les variations sont nombreuses ; elles dépendent de la nature du substratum et de l'âge du Lichen. Cette relation entre l'émergence et le développement de l'enveloppe cutinisée semble bien démontrer le rôle protecteur de l'enveloppe.

Dans bon nombre d'espèces d'*Opegrapha* et de *Graphis*, les bords supérieurs du périthécium se recourbent vers le milieu

de l'apothécie et la recouvrent presque complètement : la lirelle paraît ainsi constituée par deux bourrelets longitudinaux atténués à leur extrémité et limitant entre eux un fin canal.

Ces bourrelets offrent, chez *Graphis elegans*, des cannelures longitudinales qui sont une des principales caractéristiques de l'espèce. Le nombre des cannelures sur chaque lèvre est très variable, de 1 à 4, et suivant ce nombre des variétés ont été créées ; pour LEIGHTON (*1*, p. 46) lui-même, « ces variations semblent trop inconstantes pour constituer des variétés distinctes ; ce sont évidemment de simples états différents ». Il a manqué à LEIGHTON d'examiner de jeunes lirelles et de faire des coupes de lirelles à différents âges pour saisir la raison de ces variations. Même quand la tache du *G. elegans* est trop jeune pour montrer le stade des lirelles adultes et à rebords sillonnés, elle est facilement reconnaissable à sa couleur d'un blanc jaunâtre, qui se retrouve sur toutes les écorces et à ses lirelles fortement émergentes. Des récoltes abondantes permettent souvent d'ailleurs de trouver sur la même tache, du bord vers le centre, tous les passages entre les lirelles peu cannelées et les lirelles fortement cannelées.

Quelle est la signification de ces cannelures et comment naissent-elles? Elles ne sont pas originelles : les jeunes lirelles qui viennent d'émerger en faisant éclater leur couverture d'écorce et de thalle apparaissent comme de petits pains fendus : les bourrelets qui constituent le sommet du périthécium sont simples, sans cannelure et se rejoignent sur la ligne médiane (Pl. VII, fig. 24 et 24 *a*) ; la lirelle s'élève, s'allonge, en conservant cet aspect, pendant longtemps. Puis on voit les lèvres s'écarter et un nouveau « pain fendu » apparaître entre elles, comme si une nouvelle lirelle se produisait à l'intérieur de la première (fig. 25 et 25 *a*) ; la nouvelle formation débute dans la partie la plus âgée de la lirelle et s'étend peu à peu vers les extrémités ; plus tard, une troisième lèvre apparaît à l'intérieur de la seconde, puis une quatrième et même une cinquième (fig. 27 et 27 *a*) ; en même temps, la lirelle s'accroît en diamètre.

A priori, on pourrait peut-être penser qu'il s'agit simplement d'une prolifération de la partie supérieure du périthèce, dont le résultat serait de tenir l'hyménium toujours recouvert, quand celui-ci se développe en largeur : cette hypothèse est peu vraisemblable : le plectenchyme protecteur qui constitue le périthèce est formé de cellules à parois épaissies, cutinisées, à protoplasme réduit : c'est, en réalité, un tissu presque mort, dont on ne peut attendre pareille activité. L'examen de coupes transversales de périthèces à différents stades montre qu'il s'agit d'une formation de périthèces nouveaux et complets à l'intérieur du premier.

La formation de ces périthèces supplémentaires débute comme celle du premier, c'est-à-dire par le sommet : le nouveau périthèce apparaît comme un gros accent circonflexe renversé à branches renflées au point de contact et atténuées à leur extrémité, puis il se développe de haut en bas, aux dépens d'un plectenchyme, semblable par l'agencement des cellules à celui du premier périthèce et le doublant à l'intérieur, mais resté bien vivant. Le plus souvent, les nouveaux périthèces ainsi produits se soudent par leur base au périthèce précédent, le sommet restant libre et donnant à la lirelle son aspect cannelé : en coupe, le périthèce total présente alors une large base compacte et un sommet feuilleté dont les feuillets sont d'autant plus rejetés et recourbés vers l'extérieur qu'ils sont plus anciens, plus éloignés du centre ; mais parfois aussi le nouveau périthécium reste séparé du précédent par un espace plus ou moins large où se reconnaît le tissu non cutinisé : en coupe franchement transversale, la séparation peut déjà apparaître nettement (fig. 26) ; en coupe très oblique, l'espace interpérithécial agrandi apparaît encore mieux (fig. 28). Je ne connais pas, dans la littérature lichénologique, de faits semblables.

Gouttelettes hyméniales.

L'examen au microscope d'une coupe d'apothécie appartenant à un *Graphis* du groupe du *G. dendritica* montre une grande quantité de gouttelettes réfringentes, distribuées dans

toute l'épaisseur de l'apothécie. Ces gouttelettes ont déjà été signalées par Hue (*18*, p. 98 en note), qui n'a pu en déterminer la nature, pas plus que Guignard, à qui l'examen en a été soumis. La seule conclusion négative à laquelle ils ont abouti, c'est que les corpuscules en question ne sont pas des gouttes d'huile, « car l'orcanette est sans action sur eux ». Utilisant pour mes coupes la coloration double bleu coton-soudan lactique, j'ai toujours constaté que ces corpuscules prenaient vivement le soudan, colorant des graisses. J'ai été ainsi amené à vérifier les données de Hue. L'orcanette, préparée suivant la formule de Mangin, a été employée une première fois sur lamelle : les coupes examinées au bout de quelques minutes n'ont pas montré de coloration nette ; dans une seconde expérience, les coupes ont été laissées dans un verre de montre pendant plusieurs heures, avec une assez grande quantité de réactif : cette fois la coloration fut parfaite et même plus vive qu'avec le soudan.

Les gouttelettes (Pl. VIII, fig. 33, 34) apparaissent en longues traînées roses, qui suivent la direction des paraphyses ; en plus de ces petites gouttelettes dont le diamètre varie de 1 à 3 μ, on en rencontre de beaucoup plus grosses, ayant jusqu'à 10 μ de diamètre, dispersées çà et là : celles-ci proviennent sans doute de la fusion de nombreuses petites gouttelettes, entraînées par le rasoir ; elles sont en effet superficielles, au contact du couvre-objet, tandis que les petites sont fixées à tous les niveaux aux éléments de l'hyménium.

Par ailleurs, ces corpuscules sont solubles dans la benzine, le xylol, mais insolubles dans l'alcool à 70°. L'ensemble des réactions semble donc bien démontrer qu'il s'agit de gouttelettes d'huile.

Quel est leur rôle ? Le fait qu'on les rencontre seulement chez les *Graphis* du type *dendritica*, à apothécie largement ouverte, tandis qu'elles font défaut chez les espèces du type *scripta*, à lirelle plus ou moins fermée, « rimiforme », n'indique-t-il pas qu'il s'agit d'un dispositif destiné à éviter une trop grande dessiccation de l'hyménium ?

Paraphyses.

J'ai fait ressortir ailleurs (*4*) les différences qui permettent de caractériser les paraphyses, dans les trois principaux genres de Graphidées. Dans les *Graphis*, les paraphyses sont simples, dressées, parallèles entre elles ; dans les *Opegrapha*, elles sont encore assez régulièrement dressées, mais elles offrent des rameaux latéraux, à direction transversale, qui jouent le rôle d'anastomoses d'une paraphyse à l'autre ; dans les *Arthonia*, es anastomoses sont encore plus nombreuses, et la direction des paraphyses devient très irrégulière. L'extrémité libre des paraphyses est le plus souvent cutinisée : l'épithécium est formé par ces extrémités plus ou moins distinctes ; en pleine apothécie la limite externe des paraphyses est pour ainsi dire impossible à mettre en évidence : les membranes forment ce que les lichénologues appellent une « gélatine hyméniale » ; mais les colorants du protoplasma en font ressortir le contenu. On constate ainsi que ces éléments ne font défaut nulle part, même pas chez les *Arthonia*, contrairement à ce qu'en ont dit les anciens auteurs.

Asques.

La forme des asques suit une progression régulière dans les trois principaux genres de Graphidées. Chez les *Graphis*, elles sont à peu près cylindriques dans toute la partie qui renferme les spores, et celles-ci sont disposées en une série unique, le plus souvent inclinées par rapport à la longueur de l'asque, d'autant plus redressées et se recouvrant les unes les autres qu'elles sont plus longues ; à l'autre extrémité de la série, chez les *Arthonia*, les asques sont globuleuses, piriformes, souvent à peine plus longues que larges, et les spores s'y trouvent disposées sans ordre ; chez les *Opegrapha*, qui tiennent le milieu, les asques sont plutôt en massue ou en poire allongée, avec des spores dressées sur plusieurs rangs. Cette gradation dans la forme des asques correspond à une gradation semblable dans leur longueur, et celle-ci est évidemment en relation avec

le développement en hauteur de l'apothécie, qui atteint son maximum chez les *Graphis*, son minimum chez les *Arthonia*.

Dans les trois genres, l'asque jeune a une membrane mince dans le bas, mais très épaisse au sommet : l'extrémité de l'asque est ainsi recouverte d'une sorte de calotte, souvent amincie au centre en forme de coupole (Pl. IX, fig. 39, 40); cet épaississement sert sans doute de coiffe protectrice à l'asque qui grandit et qui, apparue dans les profondeurs de l'apothécie, vient à maturité atteindre la surface en se frayant un chemin au milieu des paraphyses ; il est de plus, peut-être, une réserve de callose, servant à l'agrandissement de la paroi de l'asque et de la membrane des spores : c'est, du moins, ce que j'ai cru constater chez certains *Graphis* ; chez *G. inusta*, par exemple (Pl. IX, fig. 41, 42) ; au fur et à mesure que les spores deviennent plus âgées et que l'asque s'allonge, en se rapprochant du sommet de l'apothécie, la calotte en question s'amincit jusqu'à disparaître complètement (Pl. IX, fig. 42) ; il n'est pas rare de trouver dans l'apothécie des lignes verticales de spores brunies, ratatinées, mortes (fig. 41) : c'est en vain qu'on cherche la trace de l'asque, celle-ci semble complètement résorbée ; la mise en liberté des spores doit donc se réaliser par la déchirure de l'extrémité amincie de l'asque. J'ai trouvé, chez *Arthonia cinnabarina*, un dispositif qui semble s'éloigner un peu de celui des *Graphis* : la figure 38 montre deux extrémités d'asques saillantes en dehors de l'apothécie et réduites en diamètre; une spore est engagée dans le canal de sortie ; l'extrémité déchirée indique que d'autre spores ont déjà été expulsées ; ici, semble-t-il, la coupole seule s'est allongée et amincie.

Spores.

Les spores sont toujours au nombre de huit par asque ; elles sont toujours divisées et plus ou moins allongées. La forme générale est celle d'une ellipse ou d'un cylindre atténué à ses extrémités chez *Graphis* (Pl. X, fig. 49), celle d'un fuseau chez *Opegrapha* (Pl. X, fig. 59), celle d'un œuf allongé chez *Arthonia* (Pl. X, fig. 73) ; dans ce dernier genre, le gros bout

de la spore est toujours tourné vers le sommet de l'asque.

Tous les types de divisions de contenu se rencontrent dans le groupe des Graphidées, depuis la division à une seule cloison (*Arthonia galactites*, *A. lurida*...), jusqu'à la division à nombreuses cloisons en série linéaire (dix et onze chez *Graphis elegans*, jusqu'à quatorze chez *Opegrapha viridis*) et à la division « murale » (*Graphis sophistica*, *Arthonia spectabilis*...).

La longueur des spores est proportionnelle à la longueur des asques et celle-ci à la profondeur de l'apothécie.

J'ai pu suivre, dans de nombreuses espèces, les stades successifs de la segmentation de la spore et constater des phénomènes curieux et nouveaux. Chez les *Graphis* du type *dendritica*, la spore adulte présente cinq, six ou sept cloisons (Pl. X, fig. 49) ; au premier stade apparaît une cloison médiane séparant deux cellules égales (Pl. X, fig. 43) ; au second stade (fig. 47), chacune des deux cellules se divise en deux nouvelles cellules, mais inégales cette fois : en réalité, chaque cellule détache un segment au voisinage de la cloison médiane, de telle sorte que la nouvelle cloison partage la cellule en deux autres : une interne, plus petite, qui ne se divisera plus, et une externe, plus grande, conservant la faculté de se diviser ; les nouvelles divisions se produisent de la même façon (fig. 48), la cellule terminale conservant seule son pouvoir de division et détachant de nouveaux segments vers l'intérieur. Cette segmentation rappelle la multiplication des anneaux au contact du pygidium de certaines Annélides. Pendant ce temps, la spore s'allonge, mais la croissance est surtout localisée dans les cellules terminales ; même quand la spore est mûre, les cellules extrêmes sont souvent encore un peu plus longues que les autres. Les nombres successifs de cloisons sont donc normalement un, trois, cinq, sept, neuf...et non un, trois, sept, quinze... qui se réaliseraient si chaque cellule de la spore conservait son pouvoir de division.

Parfois la division des deux cellules « mères » n'est pas tout à fait concomitante, et l'on peut trouver des spores à deux cloisons, l'une médiane, l'autre excentrique (fig. 45, 46). Tous ces stades peuvent se rencontrer à la fois dans une même apothécie, surtout sur une coupe longitudinale, et le phéno-

mène décrit ressort très clairement d'un examen attentif.

J'ai eu plus de difficulté à suivre les stades de division dans les spores de *Graphis scripta* et *elegans* : là, les spores sont beaucoup plus longues, empiétant les unes sur les autres dans l'asque, souvent contournées en spire, donc masquées par les spores voisines ; de plus, tandis que chez *G. dendritica* les cloisons apparaissent dès l'abord avec une épaisseur notable, presque définitive, elles sont, chez *G. elegans* (fig. 57), très minces au début et très difficiles à saisir, pour peu qu'elles se présentent obliquement. Le vulgaire procédé de « montagnisation » m'a donné les meilleurs résultats et m'a permis de retrouver dans les espèces en question le même processus de division que chez *G. dendritica.*

Les spores de *G. sophistica* s'éloignent assez des spores des espèces précédentes par leur forme elliptique élargie et par leurs divisions « murales »; avant toute trace de segmentation, la spore apparaît comme une ellipse relativement étroite, puis on voit se produire une première division médiane; puis chaque nouvelle cellule se divise inégalement (Pl. X, fig. 54), exactement comme chez *G. dendritica*; les cellules extrêmes se divisent encore une ou deux fois, et la segmentation longitudinale s'arrête là ; enfin les segments se divisent par des cloisons longitudinales, et la spore acquiert son aspect définitif ; pendant toute la durée de la segmentation, la spore s'est allongée, mais surtout élargie (fig. 56).

Chez les spores d'*Opegrapha*, je n'ai rien vu de semblable. La première cloison est médiane, mais les cloisons suivantes apparaissent au milieu des nouvelles cellules (Fig. 58 à 61) ; les nombres successifs sont donc normalement un, trois, sept ; cependant à un stade ou à l'autre, la segmentation peut être inégale; les segments trop petits, qui n'ont pas ici de place fixe, ne se divisent plus, ou se divisent moins : on peut donc trouver des spores à deux cloisons, si la première division a été inégale, des spores à quatre, cinq, six cloisons, si les divisions suivantes sont irrégulières. Sur ce point, l'étude de la série des stades successifs ne révèle donc pas de fait extraordinaire ; elle explique toutefois la variation du nombre des loges dans les spores d'une même espèce de Lichens.

Le genre *Graphis* et le genre *Opegrapha* présentent donc, sur ce point comme sur d'autres, une différence très nette ; il n'en va plus de même pourle genre *Arthonia*, et l'on n'y retrouve plus l'homogénéité des deux genres précédents. J'ai d'abord porté mon attention sur les espèces à spores « pupiformes », c'est-à-dire à forme de chrysalide ou de poupée emmaillotée, ou encore d'œuf allongé : le gros bout est occupé par une cellule plus longue que les autres : l'exagération des deux dimensions de cette cellule donne à la spore un aspect tout particulier. Cet aspect est bien marqué chez *A. cinnabarina*, *A. armoricana*.

Chez *A. cinnabarina*, par exemple, les spores apparaissent, au début de leur formation, avec des dimensions réduites (la moitié des dimensions des spores adultes, à peu près) et une forme elliptique presque régulière (Pl. XI, fig. 69) ; au moment où apparaît la première cloison, la spore s'est légèrement accrue et a pris sa forme ovoïde caractéristique (fig. 70) : la cloison se forme alors au niveau du diamètre le plus large et détermine deux cellules inégales : une cellule supérieure, large et courte, une cellule inférieure étroite et allongée ; la première cellule ne se divisera plus ; la cellule inférieure continue à se diviser en « pygidium », comme chez *Graphis*, c'est-à-dire par des divisions inégales, les nouvelles cloisons s'ajoutant les unes aux autres à la suite de la première (fig. 71 à 73). Pendant ce temps, d'ailleurs, la spore s'accroît en longueur, surtout dans la partie inférieure, qui continue à se diviser, et en largeur ; la division s'arrête normalement à la cinquième cloison. Ici donc le phénomène observé chez *Graphis* se retrouve, mais dans une moitié de la spore seulement, comme si la spore d'*Arthonia* n'était qu'une moitié de spore de *Graphis* ; du moins l'asymétrie du processus accompagne l'asymétrie de la forme, de même que chez *Graphis* les symétries se correspondent.

La spore d'*A. armoricana* présente exactement la même forme et le même processus de division que celle d'A. *cinnabarina.*

La spore d'*A. pruinosa* est beaucoup moins asymétrique : quand elle est adulte, la cellule supérieure est égale aux

autres ; cependant les divers stades observés, quoique incomplètement, me portent à croire que le processus de division est le même ; mais le diamètre le plus grand ne correspond pas toujours à la position de la première cloison.

La spore d'*A. astroidea* (Pl. XI, fig. 74-78) a trois cloisons et est presque symétrique : ici nous ne retrouvons plus le même processus ; la première cloison apparaît au milieu de la spore ; les deux suivantes divisent en deux parties égales les deux cellules du stade précédent : c'est le mode observé chez *Opegrapha.*

Les spores d'*A. galactites*, *A. lurida*, n'ont qu'une cloison qui apparaît sensiblement au milieu de la spore.

Enfin la spore murale d'*A. spectabilis* (Pl. XI, fig. 62-68) me réservait une surprise ; la spore jeune est elliptique ; la première cloison apparaît au milieu ; dans chacune des cellules ainsi séparées se reproduit le processus décrit chez *Graphis* : les nouvelles cloisons s'ajoutent à la cloison médiane, les cellules extrêmes conservant seules leur pouvoir de division ; la cinquième cloison est d'ordinaire la dernière ; puis se réalisent les divisions longitudinales, le tout exactement comme chez *Graphis sophistica.*

On trouve donc, dans le même genre *Arthonia*, trois types différents de segmentation : type *Graphis*, type *Opegrapha* et un type spécial, dérivé du type *Graphis.*

Date de la sporulation.

L'apothécie des Graphidées, comme celle de la grande majorité des Lichens, n'est pas un organe à fécondité fugace : la même lirelle et la même région d'une lirelle peuvent continuer à produire, durant des années, de nouvelles asques et de nouvelles spores, et cela d'une façon qui peut paraître continue : de sorte que la même coupe d'apothécie présente souvent ces éléments à tous les stades d'évolution. Une question se pose cependant : la période de fertilité est-elle absolument continue ? Ou bien se segmente-t-elle en périodes plus courtes, séparées par des périodes de repos, les unes et les autres dépendant de causes externes ?

La question est évidemment tranchée, quand il s'agit des Lichens supérieurs, foliacés et frutescents : leur développement nécessite un air suffisamment humide ; dans l'air sec, le thalle devient cassant et demeure à un état de vie suspendue. En va-t-il autrement pour les Lichens hypophléodes, et l'écorce habitée leur fournit-elle toujours l'eau nécessaire à un développement continu? Je n'ai point entrepris la longue expérience de mesurer semaine par semaine, ou mois par mois, le diamètre d'une tache de *Graphis*, et de tracer sa courbe de croissance ; je ne puis que citer quelques faits connus et quelques observations personnelles, pour en proposer les conclusions probables : ces faits regardent surtout l'appareil reproducteur.

Il n'est pas rare de chercher en vain, dans une lirelle qui paraît extérieurement adulte, des spores en bon état : les ouvrages descriptifs font souvent des remarques semblables, et j'en ai fait moi-même l'expérience. En voici un exemple, entre plusieurs. Une récolte abondante de *Graphis Lyellii*, faite en novembre 1917, ne m'a donné presque aucune spore adulte : à côté de vieilles spores brunies et ratatinées, restes d'une sporulation précédente, je n'ai trouvé que des asques en formation, bien remplies de protoplasma, quelques-unes montrant seulement des contours de spores à leur intérieur ; au contraire, des récoltes de la même espèce, faites en janvier, février, mars, dans la même localité, sur les mêmes arbres, m'ont donné des spores en abondance à tous les états.

La figure 32 représente une coupe transversale d'apothécie d'*Opegrapha herpetica* : elle ne renferme que des spores ratatinées et des asques en formation, tandis que la figure 41 (*Graphis inusta*) montre plusieurs stades d'évolution.

La figure 30-31 représente une coupe longitudinale de lirelle de *Graphis inusta*. La pointe de la lirelle, où est localisé l'accroissement en longueur, est occupée par un petit massif hyménial, qui tranche sur l'hyménium voisin par sa hauteur nettement moindre, par sa couleur plus foncée, due au grand nombre de paraphyses riches en protoplasma, par l'absence complète d'asques développées : celles-ci commencent seulement à apparaître à la base du massif ; au contraire, tout au

voisinage, l'hyménium présente une asque assez avancée, où les spores sont nettement formées.

On a ainsi l'impression d'une certaine discontinuité de végétation.

Si, par ailleurs, l'on tient compte de ce double fait : 1° que le thalle d'un Lichen hypophléode reste cantonné dans le liège, reposant sur des couches de liège intactes, et 2° que le liège est un tissu imperméable, ne peut-on pas admettre que les Lichens hypophléodes, comme les Lichens à thalle libre, ont des périodes de vie ralentie, et que l'eau nécessaire à leur vie active leur vient de l'air ambiant, non du substratum ?

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans ce travail, je me suis attaché à l'étude des Graphidées corticoles françaises. Cette famille de Lichens crustacés est, on le sait, caractérisée par le développement linéaire de l'appareil reproducteur, ou apothécie, ou « lirelle ».

La partie végétative, ou thalle, de ces Lichens, constituée par des hyphes (Champignons) et des gonidies (Algues), est d'ordinaire « hypophléode », c'est-à-dire plus ou moins confondue avec les couches extérieures de l'écorce habitée ; elle se manifeste extérieurement par une tache, variable de forme, de couleur, etc.

L'étude comparée du thalle, dans les différents genres et espèces de cette famille, n'avait été entreprise par personne : des quelques rares faits observés par les auteurs on concluait que la partie végétative, très réduite, présentait une homogénéité presque complète dans tout le groupe. De plus, les auteurs descriptifs, se basant sur les variations de l'aspect de la tache lichénique ou de l'allure de la lirelle, ont multiplié les noms d'espèces et de variétés.

Mes recherches ont porté principalement sur l'appareil végétatif, et j'ai abouti à deux conclusions principales.

En premier lieu, la structure du thalle des Graphidées corticoles n'est pas si homogène qu'on ne le pensait : elle offre des différences sensibles d'un genre à l'autre et même, pour un genre donné, d'une espèce à l'autre. Ces différences se rencontrent soit dans l'intensité du développement des éléments, hyphes et gonidies, soit dans la distribution relative de ces éléments, soit, peut-être, dans la nature des gonidies. En général, le thalle des *Graphis* est plus développé que celui des autres genres, le genre *Arthonia* présente les cas de réduction maxima. La zone à gonidies est, suivant les espèces, plus ou

moins bien limitée, plus ou moins profonde, et on peut rencontrer une véritable médulle, couche purement fongique, sous la zone à gonidies.

En second lieu, pour une espèce donnée, l'allure extérieure de la tache lichénique et la structure du thalle sont considérablement influencées par la nature du substratum.

La forme en ellipse plus ou moins étirée de la tache lichénique n'a pas d'autre cause importante que la forme des cellules du liège habité, forme plus ou moins éloignée de l'isodiamétrie.

La profondeur de pénétration et la régularité de la distribution des éléments du Lichen dépendent, au premier chef, de la nature du substratum : le maximum est atteint dans un liège tabulaire, à parois tangentielles modérément épaisses et à parois normales minces ; le minimum est réalisé dans un liège mou, à parois irrégulièrement alignées, ou encore sur un substratum parenchymateux, cellulosique ou ligneux.

L'allure des lirelles est, d'ailleurs, influencée par les mêmes causes.

Ces faits sont en concordance complète avec la théorie soutenue par Lindau ; dans leur pénétration ou leur extension, les éléments du thalle ne manifestent pas de propriétés perfortantes ou dissolvantes vis-à-vis des membranes cellulaires ; ils utilisent seulement les déchirures et les décollements dus à la croissance de l'arbre ou à leur propre prolifération.

En conséquence, bon nombre de variétés, quelques espèces, créées par les auteurs descriptifs, telles que les variétés *recta*, *parallela*, etc., les espèces *Opegrapha Cerasi*, *Graphis abietina*, etc., ne sont que des « formes » dues aux propriétés physiques du substratum.

L'âge peut également produire des modifications importantes : un certain nombre de variétés des auteurs sont simplement des formes âgées, ou sont dues aux influences réunies de l'âge et du substratum : telles les variétés *pulverulenta*, *pruinosa*, etc.

L'étude du thalle m'a fourni l'occasion de faire quelques observations intéressantes touchant l'appareil reproducteur, en particulier les deux suivantes :

La lirelle sillonnée de *Graphis elegans* est réalisée par l'apparition de plusieurs périthèces successifs à l'intérieur du périthèce primitif ;

L'évolution des spores des *Graphis* et de quelques *Arthonia* présente des phénomènes de division curieux, rappelant le bourgeonnement d'un *pygidium* d'Annélide.

Enfin, de l'ensemble de ces recherches, il résulte que, même chez des plantes aussi simples que le sont les Graphidées, on peut reconnaître la double influence dont dépend la morphologie de l'être vivant : l'hérédité, marquée par certains caractères spécifiques, reconnaissables sous les variations individuelles, et l'adaptation au milieu, principale source de variations. Le caractère héréditaire est surtout visible dans l'appareil reproducteur ; mais on peut encore le retrouver dans l'appareil végétatif plus plastique ; c'est celui-ci surtout qui subit les modifications dues au milieu, modifications d'autant plus profondes que cet appareil est plus simple.

EXPLICATION DES PLANCHES

NOTA. — *A moins d'indication contraire, les couleurs sont dues au bleu-coton (coloration en bleu de la cellulose pure, du contenu protoplasmique des éléments cellulaires) et au soudan lactique (coloration en rouge du liège et des matières grasses).*

PLANCHES I et II

Fig. 1. — *Graphis Lyellii* Sm. — Coupe transversale du thalle, sur écorce lisse de Châtaignier (700/1).
— 2. — — *dendritica* Ach. — Coupe transversale du thalle, sur écorce lisse de Châtaignier (700/1).
— 3. — — *sophistica* Nyl. — Coupe transversale du thalle, sur écorce lisse de Châtaignier (700/1).
— 4. — — *elegans* Ach. — Coupe transversale du thalle, sur écorce lisse de Châtaignier (700/1).

Le liège du Châtaignier est coloré en rouge ; le contenu des hyphes et des gonidies est coloré en bleu ; la couleur jaune du contenu des celules du liège est naturelle.

PLANCHE III

Fig. 5. — Liège de Lierre, coupe tangentielle (200/1), orientée comme la figure 5 *bis*.
— 5 *bis*. — Tache de *Opegrapha vulgata* Ach. (3/1), sur écorce de Lierre.
— 6 et 6 *bis*. — Liège de Houx (200/1) et tache de *Graphis elegans* (2/3).
— 7 et 7 *bis*. — Liège de Châtaignier (200/1) et tache de *Graphis scripta* Ach. (2/3).
— 8 et 8 *bis*. — Liège de Merisier (200/1) et tache *Graphis scripta*, f. *recta* (2/3).

PLANCHE IV

Fig. 9. — *Opegrapha atra* Pers., sur Noyer. — Coupe transversale (700/1).
— 10. — — — Pers., sur Charme. — Coupe transversale (700/1).
— 11. — — — Pers., sur Sapin. — Coupe transversale (700/1).
— 12. — — — Pers., sur Lierre. — Coupe transversale (700/1).
— 13. — *Graphis scripta recta*, sur Merisier. — Coupe transversale (700/1).

PLANCHE V

Fig. 14. — *Opegrapha vulgata*, sur Châtaignier. — Coupe transversale (700/1).
— 15. — — — sur une vieille écorce rugueuse. — Coupe transversale (700/1).
— 16. — — — sur Lierre. — Coupe transversale (700/1).

Fig. 17 et 18. — *Opegrapha herpetica* Ach., sur Frêne. — Coupe transversale (700/1).
— 19 et 20. — — — gonidies détachées. — Coupe transversale (700/1).

PLANCHE VI

Fig. 21. — *Graphis sophistica.* — Coupe transversale (100/1).
— 22. — *Opegrapha vulgata.* — Coupe transversale (100/1).
— 23. — *Graphis sophistica*, sur Houx. — Coupe transversale (100/1).

PLANCHE VII

Fig. 24 à 27. — *Graphis elegans.* — Coupe transversale de l'apothécie, aux stades successifs de son évolution (150/1).
— 24*a* et 25*a*. — *Graphis elegans.* — Vue extérieure de l'apothécie (12/1), correspondant à 24 et 25.
— 27*a*. — *Graphis elegans.* — Coupe et profil (60/1), demi-schématique, correspondant à 27.
— 28. — *Graphis elegans.* — Coupe oblique (150/1).
— 29. — — — thalle et apothécie (100/1) sur Chêne. — Coupe transversale montrant les îlots de cristaux d'oxalate.

PLANCHE VIII

Fig. 30. — *Graphis inusta* Ach. — Coupe longitudinale d'une apothécie (80/1).
— 31. — — — Ach. — Extrémité grossie de la même apothécie (500/1).
— 32. — *Opegrapha herpetica.* — Coupe transversale de l'apothécie (500/1).
— 33. — *Graphis Lyellii.* — Coupe transversale de l'apothécie (80/1).
— 34. — — — Portion de la même apothécie (500/1).

PLANCHE IX

Fig. 35. — Gonidies d'*Opegrapha rufescens* Pers. (500/1), couleur naturelle.
— 36. — — *Opegrapha lyncea* Borr. (500/1), couleur naturelle.
— 37. — — *Graphis dendritica* (700/1), couleur naturelle.
— 38. — *Arthonia cinnabarina* Wallr. — Portion externe d'apothécie en coupe transversale ; spores en voie d'émission.
— 39 et 40. — *Arthonia cinnabarina* Wallr. — Asques jeunes.
— 41 et 42. — *Graphis inusta.* — Portions d'apothécie en coupe longitudinale (500/1) (même apothécie que celle des figures 30 et 31).

PLANCHE X

Fig. 43 à 49. — *Graphis Lyellii.* — Spores aux stades successifs de la division (1000/1).
— 50 à 56. — — *sophistica.* — Spores aux stades successifs de la division (1000/1).
— 57. — *Graphis elegans.* — Extrémité d'asque, renfermant 2 spores (les autres n'ont pas été représentées) au second stade de division.
— 58 et 59. — *Opegrapha vulgata.* — Asques et spores (1500/1).
— 60 et 61. — — *viridis* Pers. — Spores en voie de division (700/1).

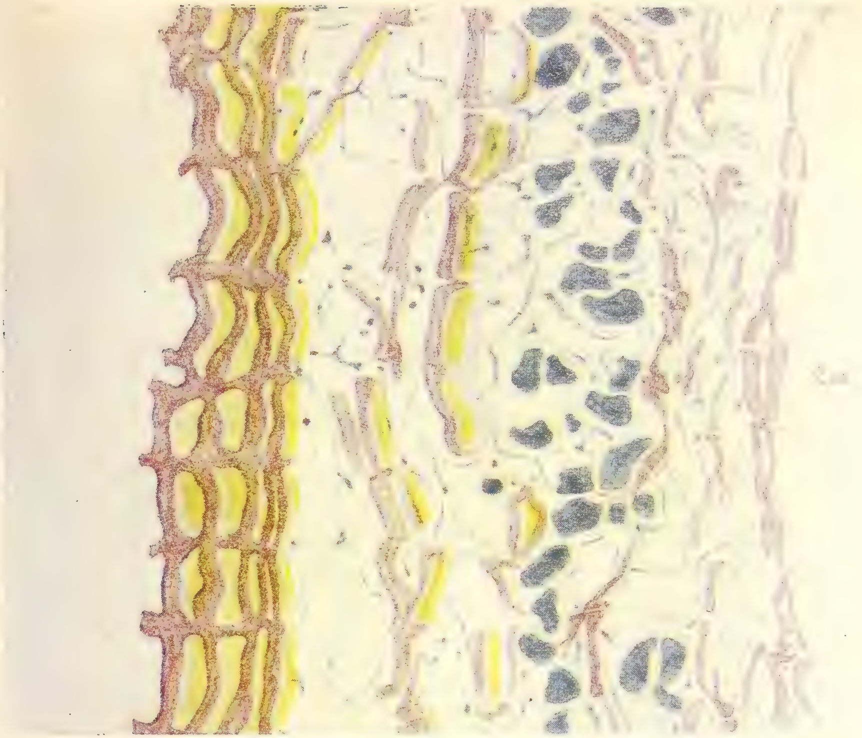
1

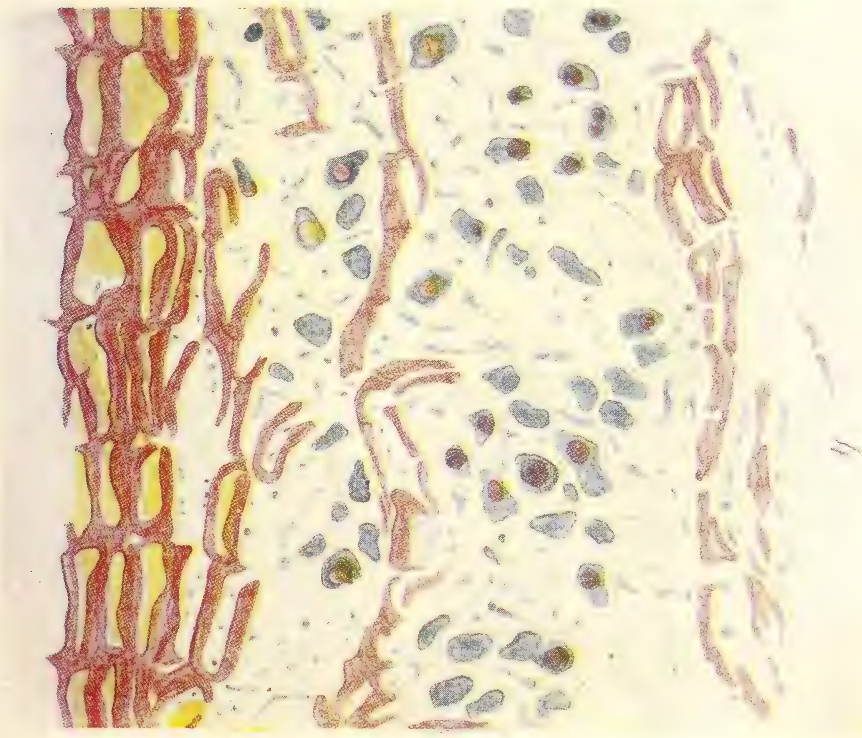


2

G. BIORET DEL. F. GAULTIER IMP. TROUVE PHOT.

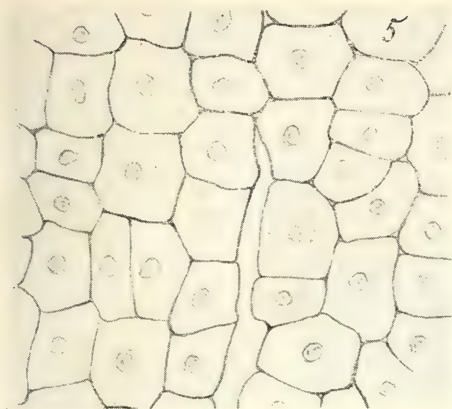
MASSON et Cie éditeurs

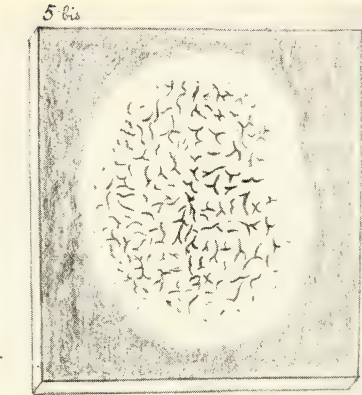




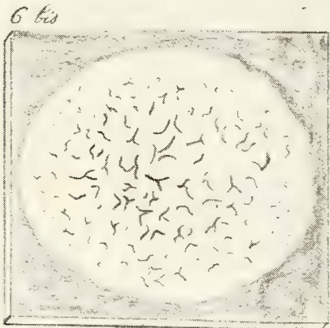
G. BIORET. DEL. F. GAULTIER IMP. TROUVE PHOT.

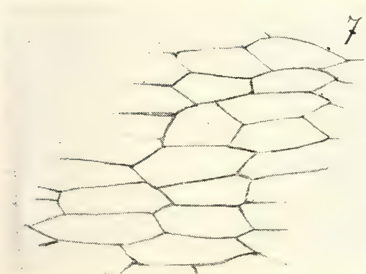
MASSON et Cie éditeurs



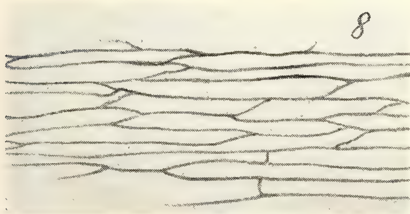














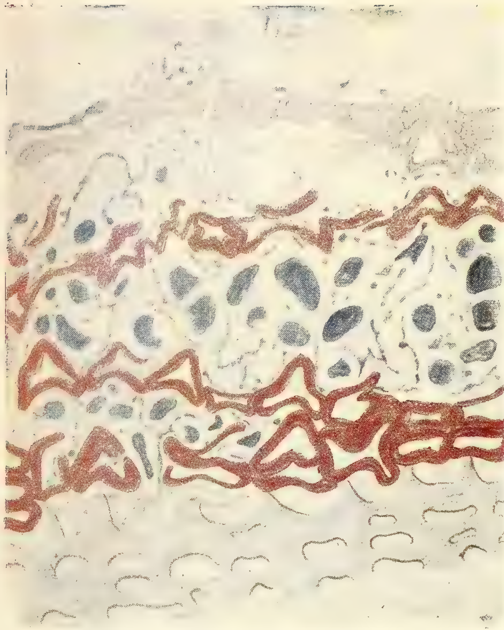
G. BIORET DEL. F. GAULTIER IMP. TROUVÉ PHOT.

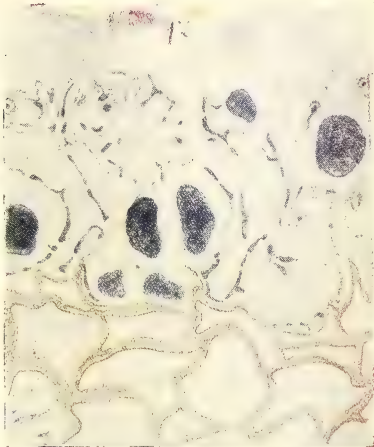
MASSON et Cie éditeurs



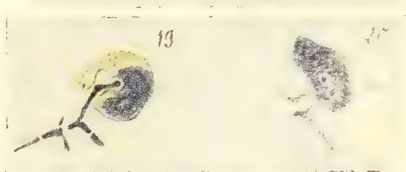
G BIORET DEL F. GAULTIER IMP. TROUVE PHOT.

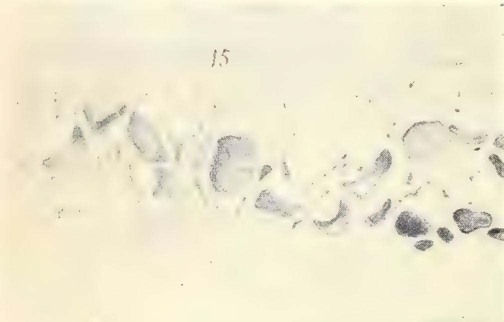
MASSON et Cie éditeurs











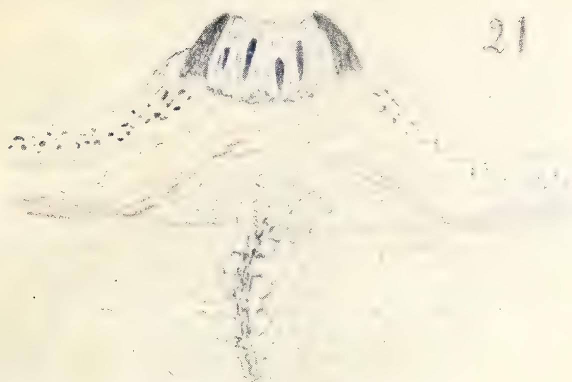


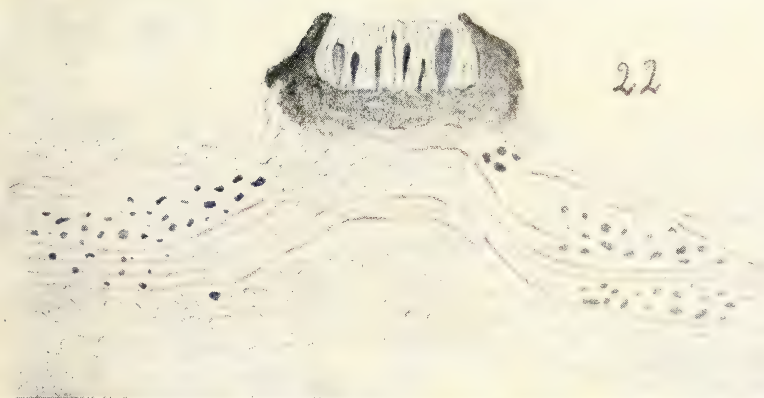
G. BIORET DEL.

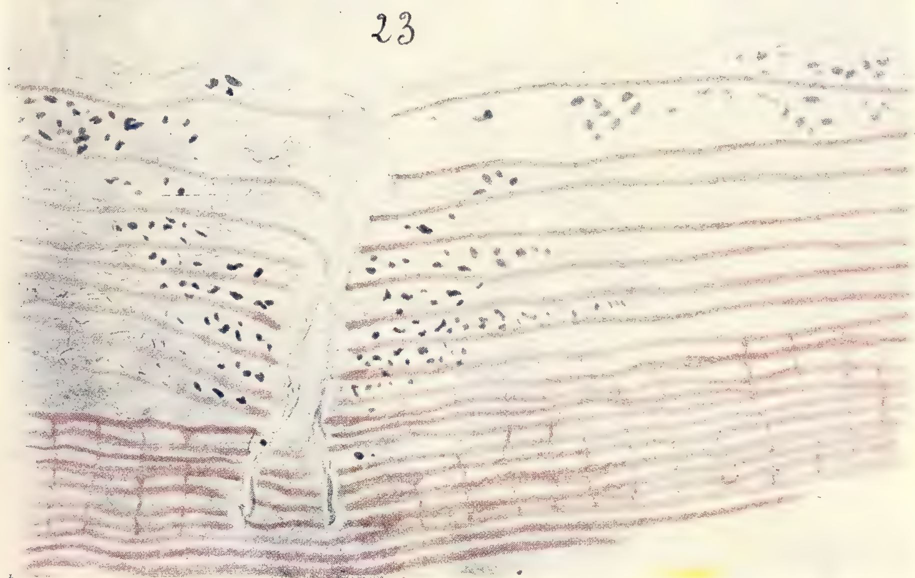
F. GAULTIER IMP.

TROUVE PHOT.

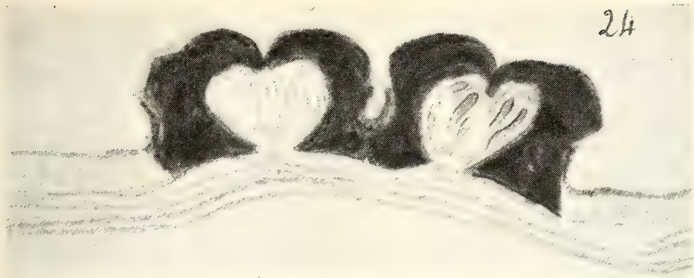
MASSON et Cie éditeurs

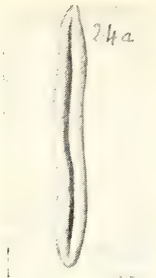






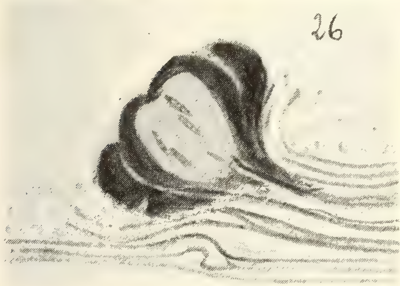
G. BIORET DEL. F. GAULTIER IMP. TROUVÉ PHOT.
MASSON et Cie éditeurs

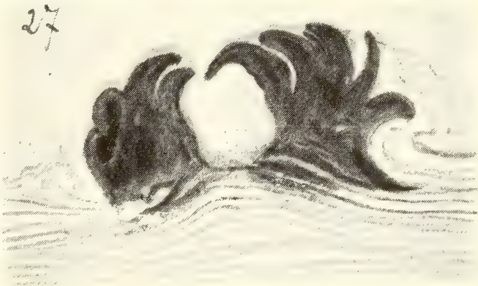




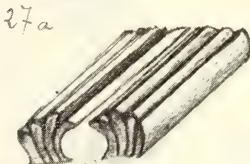


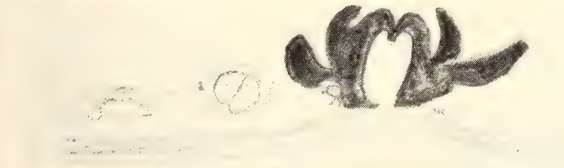




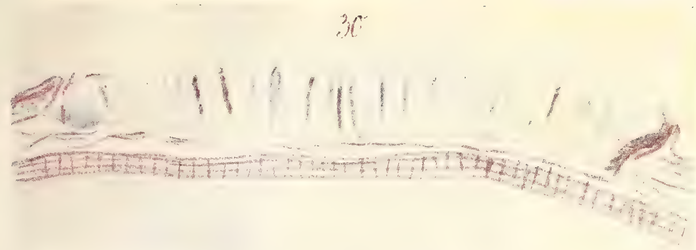




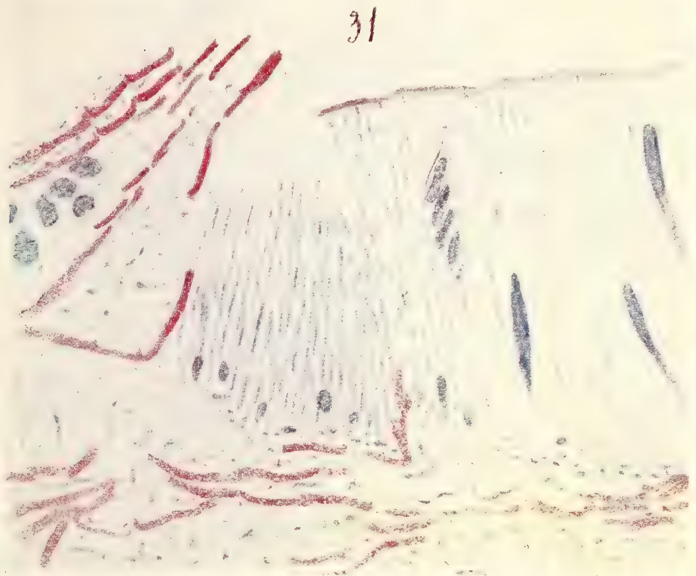




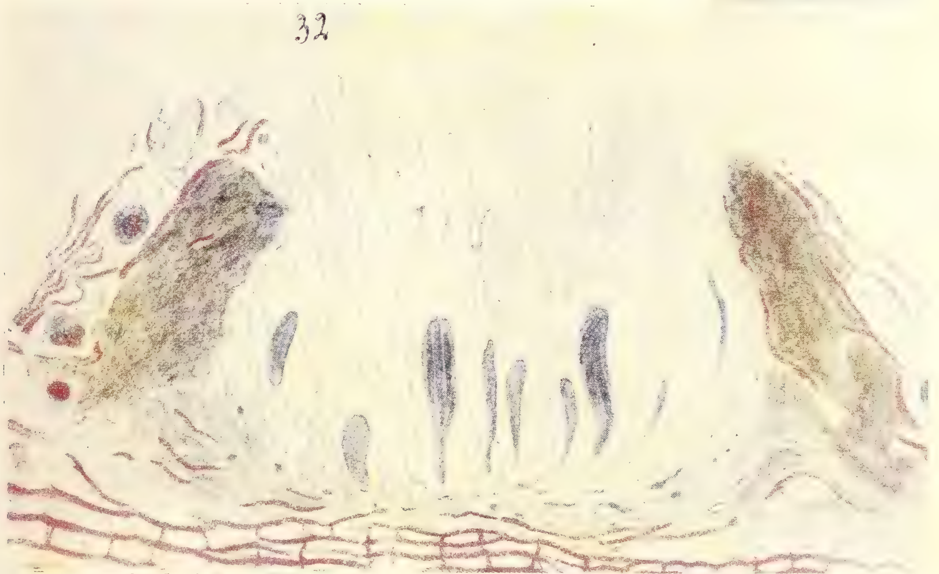
G. BIORET DEL. F. GAULTIER IMP. TROUVÉ PHOT.
MASSON et Ci éditeurs











G. BIORET DEL. F. GAULTIER IMP. TROUVE PHOT.

MASSON et Cie éditeurs

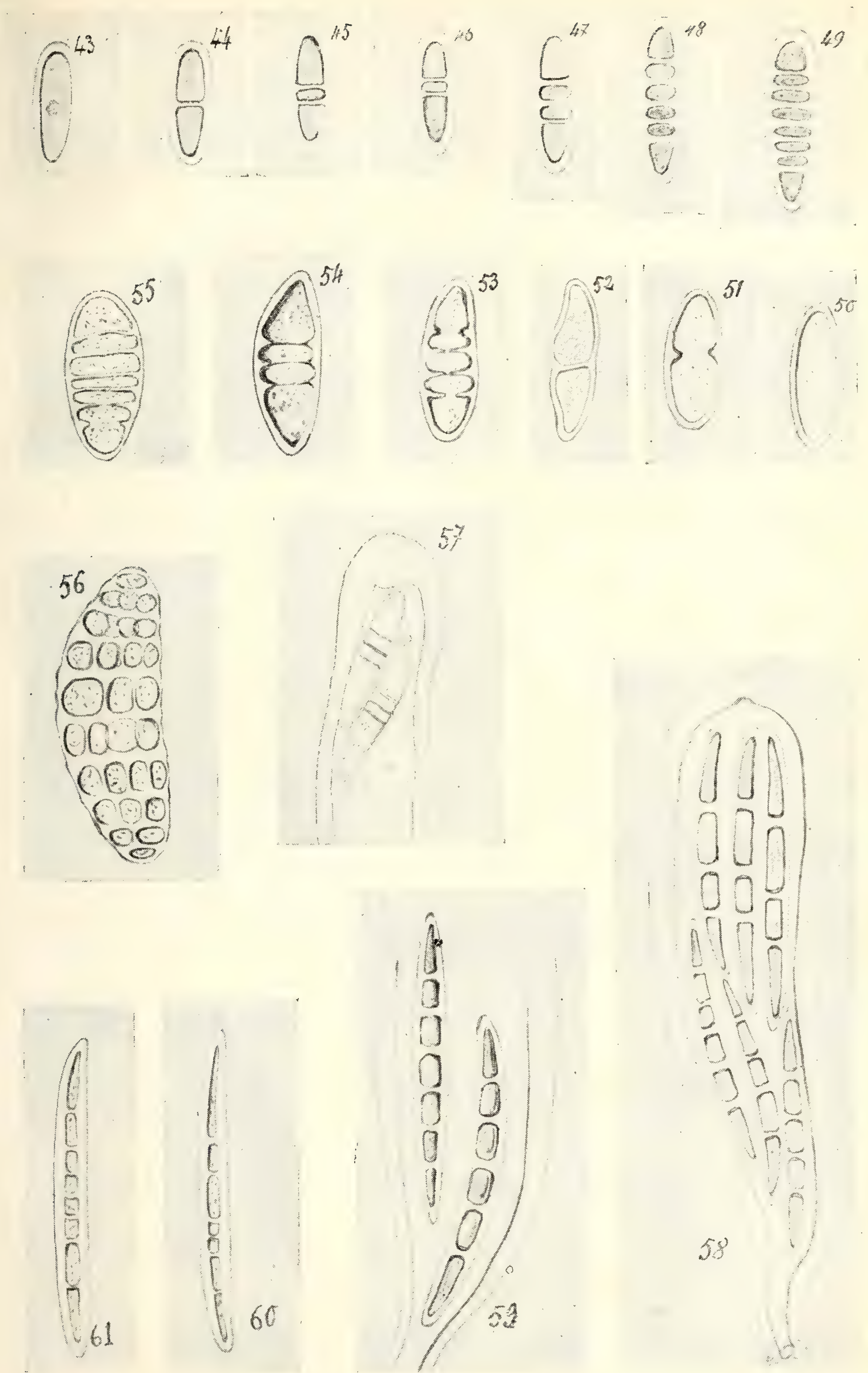


G. BIORET DEL.

F. GAULTIER IMP.

TROUVE PHOT.

MASSON et Cie éditeurs



G. BIORET DEL.

F. GAULTIER IMP.

TROUVÉ PHOT.

MASSON et Cie éditeurs



G. BIORET DEL.

F. GAULTIER IMP.

TROUVÉ PHOT.

MASSON et Cie éditeurs

PLANCHE XI

Fig. 62 à 68. — *Arthonia spectabilis* Flotow. — Spores aux divers stades de division (1000/1).

— 69 à 73. — — *cinnabarina*. — Spores aux divers stades de division (1000/1).

— 74 à 78. — — *astroidea* Ach. — Spores aux divers stades de division (1000/1).

BIBLIOGRAPHIE

1. Acharius (E.), Lichenologia Universalis, 1810.

2. Bachmann (E.), Der Thallus der Kalkflechten (*Wiss. Beilage zu d. Programm d. staat. Realschule zu Plauen i. V.*, 1892).

3. Id., Der Thallus der Kalkflechten mit *Chroolepus*, *Scytonema-und Xanthocapsa*-Gonidien (*Nova Acta Leop. Car. Akad.*, Bd. CV, n° 1, 1919).

4. Bioret (G.), Contribution à l'étude de l'apothécie chez les Graphidées (*Rev. générale de Bot.*, t. XXVI, 1914).

5. Bitter (G.), Ueber das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder (*Pringsh. Jahrb.*, Bd. XXXIII, 1, 1899).

6. Bornet (E.), Recherches sur les gonidies des Lichens (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 5e série, t. XVII, 1872).

7. De Bary (A.), Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomiceten (*Hofmeister : Handbuch der physiol. Bot.*, Bd. II, 1866).

8. Douliot (H.), Recherches sur le périderme (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 7e série, t. X, 1889).

9. Elfving (F.), Untersuchungen über die Flechtengonidien (*Acta Soc. Sc. Fennicæ*, t. XXXXIV, n° 2, 1913).

10. Frank (A.), Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten (*Cohn : Beitr. zur Biol. der Pflanz.*, Bd. II, 1877).

11. Friederich (A), Beiträge zur Anatomie der Silikatflechten (*Fünfstück : Beitr. zur wiss. Bot.*, Bd. V, Abt. 2, 1906).

12. Fünfstück (M.), Die Fettabscheidungen der Kalkflechten (*Ibid.*, Bd. I, Abt. 1, 1895).

13. Id., Nachtrag (*Ibid.*, Abt. 2, 1896).

14. Id., Weitere Untersuchungen über die Fettabscheidungen der Kalkflechten (*Festschr. für Schwendener*, Berlin, 1899).

15. Id., *Engler-Prantl : Die natürlichen Pflanzenfamilien*, I Teil, 1 Abt.: Lichenes, Berlin, 1907.

16. Galloe (O.), The Lichen-Flora and Lichenvegetation of Iceland (*The Botany of Iceland*, II, 6, Copenhague, 1919-1920).

17. Goldflus (M.), Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne à travers le liège (*Rev. gén. de Bot.*, t. XIII, 1901).

18. Hue (A.), Lichens de Canisy (Manche) et des environs (*Journ. de Bot. Morot*, t. IV-VI, 1890-1892).

19. Kajanus (B.), Morphologische Flechtenstudien (*Ark. f. Bot. Stockholm*, Bd. X, n° 4, 1911).

20. Lang (E.), Beiträge zur Anatomie der Krustenflechten (*Fünfstück : Beitr. z. wiss. Bot.*, Bd. V, Abt. 1, 1903).

21. Leighton (A.), A Monograph of British Graphideæ (*Ann. and Mag. Nat. Hist.*, série 2, t. XIII, 1854).

22. Id., The Lichen-Flora of Great Britain, Ireland and the Channel Islands, 3e édit., 1879.

23. Lindau (G.), Lichenologische Untersuchungen, I : Ueber Wachsthum und Anheftungsweise der Rindenflechten, Dresden, 1895.

24. MALBRANCHE (A.), Contribution à l'étude monographique du genre *Graphis* (*Bull. Soc. bot. France*, t. XXXI, 1884).

25. MAMELI (EVA), Note critiche ad alcune moderne teorie sulla natura del consorzio lichenico (*Atti Ist. bot. Univ. Pavia*, vol. XVII, 1920).

26. NYLANDER (W.), Prodromus Lichenographiæ Galliæ et Algeriæ (*Act. Soc. Linn. Bordeaux*, t. XXI, 1857).

27. ID., Lichenes in regionibus exoticis quibusdam vigentes (*Ann. Sc. nat. Bot.*, série 4, t. XI, 1859).

28. OLIVIER (H.), Exposé systématique et description des Lichens de l'Ouest et du Nord-Ouest de la France, 2e fasc., 1900.

29. REINKE (J.), Abhandlungen über Flechten. IV : Skizzen zu einer vergleichenden Morphologie des Flechtenthallus : Calicieen, Lecideaceen, Graphidaceen, Parmeliaceen (*Pringsh. Jahrb.*, Bd. XXVIII, 1895).

30. SCHWENDENER (S.), Untersuchungen über den Flechtenthallus (*Nægeli: Beitr. z. wiss. Bot.*, 1860-1868).

31. STAHLECKER (E.), Untersuchungen über Thallusbildung und Thallusbau in ihren Beziehungen zum Substrat bei siliciseden Krustenflechten (*Fünfstück: Beitr. z. wiss. Bot.*, Bd. V, Abt. 2, 1906).

32. STEINER (J.), *Verrucaria calciseda, Petractis exanthematica.* Ein Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Entwickelung des Krustenflechten (*Klagenfürt*, 1881).

33. TULASNE (L.), Mémoire pour servir à l'histoire organographique et physiologique des Lichens (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 3e série, t. XVII, 1852).

34. WALLROTH (F.), Naturgeschichte der Flechten. I Theil, 1825.

35. WINTER (G.), Ueber die Gattung *Sphæromphale* und Verwandte. Ein Beitrag zur Anatomie der Krustenflechten (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, t. X, 1879).

MASSON ET C[IE], ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VI[e] ARR.

ANIMAUX VENIMEUX ET VENINS

PAR LE

D[R] MARIE PHISALIX

avec une préface du P[r] LAVERAN

2 Volumes grand in-8, formant ensemble 1600 pages, avec 521 fig. en noir et 17 planches hors texte, dont 8 en couleurs, **120** frs. net.

Cet ouvrage comprend la *fonction venimeuse tout entière*, c'est-à-dire la fonction toxique chez les animaux, et l'*Anatomie des Appareils venimeux dans tous les groupes zoologiques.*

C'est une œuvre de portée générale, aussi bien que de documentation précise et étendue, par son développement même et les références bibliographiques qui accompagnent chacun des sujets principaux des différents chapitres.

Il coordonne les acquisitions anciennes et modernes, montre l'importance des espèces venimeuses.

Il fixe le sens biologique de la fonction venimeuse.

Il montre enfin les rapports étroits que présente la connaissance des animaux venimeux et des venins avec les principales branches des sciences naturelles et médicales : *Anatomie comparée, Chimie biologique, Physiologie, Pathologie* et *Médecine tropicales, Parasitologie, Protozoologie, Thérapeutique.*

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5066-22. — CORBEIL. Imprimerie CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

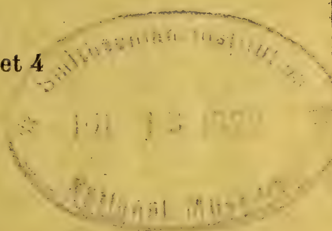
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME IV. — Nos 3 et 4



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1922

Ce fascicule a été publié en juin 1922.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 1 volume gr. in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. E.-L. Bouvier.

L'abonnement est fait pour 1 volume grand in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

France : 40 francs. — Union postale : 40 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		*(Épuisée.)*
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	*(Rare.)*
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	450 fr.
(Les années 1844 et 1853 sont épuisées.)		
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
(Les années 1854 et 1863 sont épuisées.)		
Cinquième Série (1864-1874).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
Sixième Série (1875-1884).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
Septième Série (1885-1894).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Huitième Série (1895-1904).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Neuvième Série (1905-1915).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Dixième Série (1916-1920).	Zoo. Tomes I-II et III-IV à	40 fr.
—	Bot. Tomes I-II, III et IV à	40 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879-1891).

22 volumes.................................. 440 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements... 50 fr. — Étranger.............. 60 fr.

Le Fascicule : 15 fr.

RECHERCHES

SUR LA

FLORE PLIOCÈNE DE LA VALLÉE DU RHÔNE

FLORES DE SAINT-MARCEL (ARDÈCHE) ET DES ENVIRONS DE THÉZIERS (GARD)

Par Georges DEPAPE

INTRODUCTION

Le présent travail comprend l'étude des empreintes végétales trouvées dans les sédiments pliocènes de Saint-Marcel d'Ardèche, d'Eurre (Drôme), de Bagnols, de Théziers, de Vacquières et de Domazan (Gard). Ces empreintes représentent une partie des matériaux considérables rassemblés par l'abbé Boulay pour l'étude qu'il avait entreprise des flores tertiaires du Massif Central et de la vallée du Rhône.

Après avoir esquissé, en 1887, les traits principaux de la flore miocène des environs de Privas, décrit, en 1890, la flore de Théziers et les caractères généraux de la flore pliocène de la vallée du Rhône, publié, en 1892, une étude détaillée des végétaux du Mont-Dore et, en 1899, la flore de Gergovie, l'abbé Boulay s'apprêtait, en 1905, à revenir à ses études paléontologiques interrompues par ses travaux sur les Muscinées de France. Il espérait pouvoir donner un supplément sur le lac Chambon et publier enfin les flores fossiles miocènes et pliocènes de la vallée du Rhône. La mort ne lui permit pas de réaliser l'œuvre entrevue.

C'est une partie de cette œuvre que nous reprenons ici,

et nous remercions le successeur de l'abbé Boulay, M. l'abbé A. Carpentier, qui a mis à notre entière disposition les documents déjà recueillis par notre Maître.

Dans le travail de reconstitution de la flore pliocène du Rhône, les encouragements les plus autorisés nous ont constamment soutenu : c'est un devoir pour nous de rendre hommage à la mémoire de R. Zeiller, qui voulut bien s'intéresser à nos travaux durant les années qui précédèrent la guerre et dont la disparition nous fut particulièrement sensible. Nous devons exprimer notre reconnaissance à M. Gaston Bonnier qui, en 1912, fit le meilleur accueil à notre première note et, depuis lors, nous témoigna toujours la plus grande bienveillance ; à M. le Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, M. Mangin, à MM. les professeurs du Muséum qui voulurent bien nous accorder l'appui le plus efficace au cours de ces dernières années, particulièrement à MM. les professeurs Lecomte et Costantin qui nous donnèrent les plus grandes facilités de travail dans leurs laboratoires et dans les collections de Phanérogamie et de Paléontologie végétale.

Notre souvenir s'adresse encore à MM. Laurent, Marty et Fritel, dont les travaux sur les flores tertiaires ont été pour nous des modèles et qui ont bien voulu témoigner au nôtre un amical intérêt.

Nous ne saurions oublier notre ancien maître, M. le chanoine Bourgeat, qui, dans sa retraite laborieuse, suit avec attention les travaux de ses anciens élèves, ni les professeurs de la Faculté libre des sciences de Lille, M. l'abbé Carpentier et M. l'abbé Delépine, qui n'ont cessé de nous donner un concours dévoué.

A tous nous exprimons l'hommage de notre reconnaissance la plus respectueuse.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ALMERA (D. J.) 1. — Le pliocène des environs de Barcelone (*B. S. G. F.*, 3, t. XXII, p. 678, 1894).

— 2. — Catalogue de la flore pliocène des environs de Barcelone (*C. R. IIIe Congrès internat. des Catholiques*, Bruxelles, t. VII, p. 319-326, 1895).

— — 3. — Compte rendu de l'Excursion de la Société géologique de France dans les environs de Barcelone (*B. S. G. F.*, 3, t. XXVI, *pass.*, p. 680-840, 1898). (Observations comparatives relatives à la faune et à la flore du pliocène moyen, p. 761-763.)

— — 4. — Flora pliocenica de los alrededores de Barcelona (*Memor. Real Academiade Ciencias y Artes de Barcelona.* Terc. ep., vol. III, III part., p. 321-355, 6 pl., Barcelone, 1907).

— — 5. — Apuntes sobre los terrenos pliocenicos de Barcelona (*Mem. R. Ac. de Cienc. y Art. de Barcelona*, terc. ep., vol. XIV, p. 541-544, 1918).

ARCHENEGG (A.-N. VON). — Ueber atavistiche Blattformen des Tulpenbaumes (*Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien.*, LXI, p. 269-284, 4 Taf. 1894).

BARRÉ (Commandant O.). — L'architecture du sol de la France. Essai de géographie tectonique, in-8°, 395 p., 189 fig., dont 31 pl. hors texte, Paris, 1903.

BATTANDIER et TRABUT. — Flore de l'Algérie. Dicotylédones, 825 et XXXII p., Alger, 1888-1890 ; Monocotylédones, 256 p., 1895.

BERRY (E. W.) 1. — Notes on Sassafras (*Botanic. Gazette.*, vol. XXXIV, p. 426-449, Pl. XVIII, 1902).

— — 2. — The lower eocene floras of Southeastern North America (*Un. St. Geol. Surv.*, Profess. Pap. 91, 481 p., 16 fig. text., 117 pl., 1916).

— — 3. — Paleobotany. A sketch of the origin and evolution of floras (*Smithson. rep.*, 1918, p. 289-407, 42 fig., 6 pl., 1920).

BERTHON (Abbé) 1. — Sur les terrains tertiaires supérieur et moyen des environs de Théziers, près Beaucaire (Gard) (*B. S. G. F.*, 2, VII, p. 651-655, 1850).

— — 2. — Notes sur le terrain tertiaire et moyen des environs de Théziers. (*B. S. G. F.*, 2, XIII, p. 651, 1856).

BLEICHER et FLICHE 1. — Note sur la flore pliocène du Monte-Mario (*Bull. Soc. Sc. Nancy*, sér. II, t. VIII, 22 p., 1 pl., 1886).

— 2. — Recherches relatives à quelques tufs quaternaires du Nord-Est de la France (*B. S. G. F.*, 3, XVII, p. 566-602, 1889).

BOISSIER. — *Flora orientalis*, 5 vol., 1867-1888).

BONNIER (G.) 1. — La géographie botanique. Leçon d'ouvert. Cours Sorbonne 1893-1894 (*Ann. de Géographie*, 15 p., n° 11, 15 avril 1894).

— — 2. — Flore complète de France, Suisse et Belgique, 50 fasc., 300 pl.

BOULAY (N.) 1. — La flore fossile du Bézac, près de Saint-Saturnin (Puy-de-Dôme) (*Ann. Soc. Sc. de Bruxelles*, t. XI, p. 177-185, 1886-1887).

— — 2. — Notice sur la flore des tufs quaternaires de la vallée de la Vis (Hérault) (*Ann. Soc. Sc. de Bruxelles*, t. XI, p. 186-199, 1886-1887).

— — 3. — Notice sur la flore tertiaire des environs de Privas (Ardèche) (*B. S. B. F.*, t. XXXIV, p. 227-239, p. 255-279, 1887).

Boulay (N.) 4. — Flore pliocène des environs de Théziers (*Mém. Académ. de Vaucluse*, t. VIII, 70 p., 7 pl., Avignon, 1889, et Klincksieck, Paris, 1890.

— — 5. — La flore pliocène de la vallée du Rhône (*Rev. de Lille*, III, p. 129-164, 10 fig. text., 1 carte, 1er déc. 1890).

— — 6. — Flore pliocène du Mont-Dore (Puy-de-Dôme), in-4°, 116 p., 12 pl., 21 fig. text., Paris, Savy, 1892.

— — 7. — Notice sur la constitution géologique des environs de Privas (Ardèche) (*Rev. histor., archéol., littér. et pittoresq. du Vivarais*, 25 p., 1 pl., 4 fig. text., 1895).

— — 8. — Flore fossile de Gergovie (Puy-de-Dôme) (*Ann. Soc. Sc. de Bruxelles*, t. XXIII, p. 55-132, 10 pl., 1898-1899 et Paris, Klincksieck).

Boule, Depéret, Haug et Kilian 1. — Carte géologique détaillée, feuille 198, Privas, 1908.

— — — — 2. — Notice explicative de la feuille de Privas de la carte géologique de la France (*Ann. de l'Université de Grenoble*, t. XXI, 24 p., 1909).

Braun-Blanquet (J.). — Sur la découverte du *Laurus canariensis* Webb et Berth. dans les tufs de Montpellier (*C. R. A. S.*, t. CLXVIII, p. 951-952, 1919).

Brongniart (A.) 1. — Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles, 1828.

— — 2. — Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques dans les diverses couches du globe, t. I, fasc. 1 à 12 ; t. II, fasc. 13 à 15, avec planches. Ouvr. inachevé. Paris, 1828-1844, in-4°.

— — 3. — Notice sur une Conifère fossile du terrain d'eau douce de l'île d'Iliodroma (*Ann. sc. nat.*, t. XXX, p. 175, 1833).

— — 4. — Tableau des genres de végétaux fossiles, considérés sous le point de vue de leur classification botanique et de leur distribution géologique. Extr. du *Dictionn. univers. d'hist. natur.*, Paris, 1849.

— — 5. — Note sur une collection de plantes fossiles recueillies en Grèce par M. Gaudry (*C. R. A. S.*, t. LII, p. 1232-1239, 1861).

Bureau (Ed.) 1. — Sur les prétendues Fougères fossiles du Calcaire grossier parisien (*C. R. A. S.*, t. CXVII, p. 201-204, 1893).

— — 2. — Les collections de botanique fossile du Muséum d'histoire naturelle. Volume commémoratif publié par les professeurs du Muséum, pour le centenaire de la fondation du Muséum d'histoire naturelle, 10 juin 1793-10 juin 1893, p. 351-372.

— — 3. — Notice sur la galerie de paléontologie végétale du Muséum d'histoire naturelle. VIIIe Congrès géologique international, Guide géologique en France, p. 15-23, Paris, 1900.

Camus (A. et E.-G.). — Classification des Saules d'Europe et monographie des Saules de France, 2 vol., 386 et 287 p., atlas 40 pl., Paris, 1904.

Camus (A.). — Les Cyprès (genre *Cupressus*). Monographie, systématique, biologie, culture, principaux usages. 106 p., 424 fig., 4 cart., 3 pl. (*Encyclopédie économique de sylviculture*, II, Paris, 1914).

Candolle (A.-P. et Alph. de). — *Prodromus Systematis naturalis Regni vegetabilis*, 17 vol., 1824-1873, Paris.

Candolle (A. de) 1. — Géographie botanique raisonnée, 2 vol. in-8°, XXXII et 1306 p. 2, cartes, Paris, 1865.

— — 2. — *Monographiæ phanerogamarum prodromi*. I. *Smilaceæ*, p. 1-217, 1878.

Candolle (C. de) 1. — Mémoire sur la famille des Juglandées (*Ann. Sc. Nat. Botanique*, 4, t. XVIII, p., 5-48, 1862).

— — 2. — Étude sur l'espèce, à l'occasion d'une revision de la famille des Cupulifères (*Ann. Sc. Nat. Botanique*, 4, t. XVIII, p. 59-110, 1862).

Carez et Fontannes. — Carte géologique détaillée, feuille 210, Orange, et notice explicative, 1887.

Carpentier (A.). — L'œuvre paléobotanique de l'abbé Boulay (*Rev. de Lille*, t. XXIV, p. 250-255, 1906).

Carrière (E.-A.). — Traité général des Conifères, 2 vol. in-8°, Paris, 1867.

Carrière (G.). — Traces de rivage pliocène aux environs de Nîmes (*Bull. Soc. ét. Sc. Nat. Nîmes*, XXXII, p. 86-90, 1 fig. text., 1905).

Cavara (Fr.). — Sulla Flora fossile di Mongardino. Studi stratigraf. e paleontolog. (*Mem. R. Acad. Sc. dell Istit. di Bologna*, vol. VII-VIII, 67 p., 6 pl., Bologna, 1888).

Caziot 1. — Résumé paléontologique et stratigraphique du mémoire de l'abbé Boulay sur la flore pliocène des environs de Théziers (*Mém. Acad. Vaucluse*, VIII, p. 164-172, 1889).

— 2. — Étude sur la formation tertiaire de la région Théziers-Vacquières (Gard) (*B. S. G. F.*, 3, XVIII, p. 343-349, 1889-1890).

— 3. — Étude sur le bassin pliocène de Théziers-Roquemaure (Gard) (*B. S. G. F.*, 3, XIX, p. 205-218, 1890-1891).

— 4. — Les différents niveaux de la mer pliocène observés à Roquemaure (*Mém. Acad. Vaucluse*, X, p. 163, 1891).

Chapman (A. W.). — Flora of the Southern United-States, 621 p., New-York, 1860.

Chatelet (C.). — Quelques mots sur la faune des lignites de Saint-Géniès-de-Comolas et de Saint-Laurent-des-Arbres (*Mém. Acad. Vaucluse*, XIX, p. 155-160, 1901).

Chevalier (A.). — Observations sur la flore des Alpes-Maritimes (*B. S. B. F.*, s. 4, t. XVII, p. 24-34, 1917).

Christ (Dr H.) 1. — Die Farnkraüter der Erde, in-8°, 388 p., 1122 fig., Iéna, 1897.

— — 2. — La flore de la Suisse et ses origines, in-8° 572 et 119 p., 5 cart., 4 ill. hors texte, édition française traduite par E. Tièche, Bâle, Genève, Lyon, 1907.

— — 3. — Die Geographie der Farne, in-8°, 358 p., 129 fig., 3 cart., Iéna, 1910.

Collot (L.). — Pliocène et Quaternaire dans la région du Bas-Rhône (*B. S. G. F.*, 4, IV, p. 401-415, 1904).

Conventz (H.). — Cf. Gœppert u. Menge.

Coste (Abbé H.). — Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes, 3 vol. in-8°, 416, 627 et 807 p., 4354 fig., Paris, 1900-1901-1906.

Coutance (A.). — Histoire du Chêne dans l'antiquité et dans la nature, 558 p., Paris, 1873.

Depape (G.) 1. — Note sur quelques Chênes miocènes et pliocènes de la vallée du Rhône (*Rev. génér. de Botan.*, t. XXIV, p. 355-373, 6 fig. text., Pl. XI et XII, 1912).

— — 2. — Sur la présence de *Ginkgo biloba* L. (*Salisburia adiantifolia* Sm.) dans le pliocène inférieur de Saint-Marcel-d'Ardèche (*C. R. A. S.*, t. CLVII, p. 957, 1913).

— — 3. — Sur la présence de *Juglans cinerea* L. *fossilis* Bronn. dans la flore plaisancienne de Saint-Marcel-d'Ardèche (*C. R. A. S.*, t. CLXXI, p. 865, 1920).

Depéret (Ch.) 1. — Note sur la géologie du Roussillon (*B. S. G. F.*, 3, XIII, p. 462-467, 1885).

— — 2. — Description géologique du bassin tertiaire du Roussillon.

Th. Fac. Sc. Paris, in-8°, 274 p., 9 fig., 5 pl., Paris, 1885 (*Ann. Sc. Géol.*, t. XVII, 1885).

Depéret (Ch.) 3. — Note sur le pliocène et sur la position stratigraphique des couches à Congéries de Théziers (Gard) (*Bull. serv. de la Carte géolog. de la France et des topograph. souterr.*, n° 16, t. II, 10 p., 1890-1891).

— — 4. — Note sur la succession stratigraphique des faunes de Mammifères pliocènes d'Europe et du Plateau Central en particulier (*B. S. G. F.*, 3, XXI, p. 524-540, 1893).

— — 5. — Compte rendu des excursions de la Société géologique de France dans les régions de Lyon et de Bollène (*B. S. G. F.*, 3, XXII, *pass.*, p. 602-712, 1894).

— — 6. — Aperçu sur la structure générale et l'histoire de la formation de la vallée du Rhône (*Ann. de Géogr.*, t. IV, p. 432-452, 2 cart., 1895).

— — 7. — Note sur le pliocène et les éruptions basaltiques des vallées de l'Orb et de l'Hérault (*B. S. G. F.*, 3, XXV, p. 641-662, 7 fig., 1897).

— — 8. — Observations sur les terrains néogènes de la région de Barcelone. Réunion extraordinaire de la Société à Barcelone (*B. S. G. F.*, 3, XXVI, p. 853-858, 1898).

— — 9. — Notice sur les bassins tertiaires du Rhône. Livret-guide des excursions en France du VIIIe Congrès géologique international, 1900.

— — 10. — Sur les anciennes lignes de rivage pliocènes et quaternaires sur les côtes françaises de la Méditerranée (*C. R. A. S.*, t. CXXXVI, p. 1039-1043, 1903).

— — 11. — Les anciennes lignes de rivage de la côte française de la Méditerranée (*B. S. G. F.*, 4, VI, p. 207-230, 1906).

Depéret et Caziot. — Note sur les gisements pliocènes et quaternaires marins des environs de Nice (*B. S. G. F.*, 4, III, p. 321-347, 1903).

Depéret et Rérolle. — Note sur la géologie et sur les Mammifères fossiles du bassin lacustre miocène supérieur de la Cerdagne (*B. S. G. F.*, 3, XIII, p. 488-506, 1884-1885).

Dode (L.-A.) 1. — Extraits d'une monographie inédite du genre *Populus* (*Mémoires Soc. hist. natur.*, Autun, t. XVIII, 73 p., 1905).

— — 2. — Contribution à l'étude du genre *Juglans* (*Bull. Soc. dendrol. de France*, n° 2, p. 67-98, 1906 ; n° 11, p. 22-50 ; n° 13, p. 165-215, 1909).

— — 3. — Notes dendrologiques (*Bull. Soc. dendr. de France*). Sur les Platanes, n° 7, p. 27-68 ; Sur les Châtaigniers, n° 8, p. 140-159 ; Sur les Paulownias, n° 8, p. 159-163, 1908.

Dollfus (C.-F.) et Marty (P.) — Découverte d'un gisement fossilifère dans le Cantal (*C. R. A. S.*, t. CLXVII, p. 534, 1918).

Douxami (H.). — Études sur les terrains tertiaires du Dauphiné, de la Savoie et de la Suisse occidentale (318 p., 6 pl., Paris, 1896).

Douxami (H.) et Marty (P.). — Végétaux fossiles de la mollasse de Bonneville (Haute-Savoie) (*B. S. G. F.*, 4, V, p. 776-799, Pl. XXVI, 1905).

Drude (O.) 1. — Atlas der Pflanzenverbreitung (Gotha, 1887).

— — 2. — Manuel de géographie botanique (traduit par Georges Poirault, in-8°, 552 p., 3 fig. text., 4 cart., Paris, 1897).

Duhamel. — Traité des arbres et des arbustes (4 vol. in-4°, 1803-1809).

Dumas (E.). — Statistiques géologique, minéralogique, métallurgique et paléontologique du département du Gard (1875-1877).

Durand (Chan. A.). — Le pliocène de la région de Saint-Laurent-des-Arbres (Gard) (*C. R. Congrès de Nîmes. A. F. A. S.*, p. 345-352, 1912).

Engelhardt (H.) 1. — Flora der Braunkohlenformation in Konigreich Sachsen. (70 p., 15 Taf., Leipzig, 1870).

ENGELHARDT (H.) 2. — Die Tertiärflora von Göhren (*Nov. Acta. d. K. L.-C. Deutsch. Akad. d. Naturf.*, Bd. XXXVI, 42 p., Taf. VIII-XIII, Dresden, 1873).

— — 3. — Tertiärpflanzen aus dem Leitmeritzer Mittelgebirge (*Nova Actad. L. K. L.-C. Deutschen Akadem. der Naturf.*, Bd. XXXVIII, Nr. 4, p. 341-440, Taf. XVI-XXVII, Dresden, 1876).

— — 4. — Ueber die fossilien Pflanzen des Süsswassersandsteins von Tschernowitz (*Nova Acta d. K. L.-C. Deutsch. Akad. d. Nat.*, Bd. XXXIX, Nr. 7, p. 357-400, Taf. XX-XXIV, Dresden, 1877).

— — 5. — Ueber die fossilen Pflanzen des Süsswassersandsteins von Grasseth (*Nova Acta d. K. L.-C. Deustch. Akad. d. Nat.*, Bd. XLIII, Nr. 4, p. 273-324, Taf. X-XXI, Halle, 1881).

— — 6. — Die Tertiärflora des Jesuitengrabens bei Kundratitz in Nordböhmen (*Nova Acta d. K. L.-C. D. Akad. d. Nat.*, Bd. XLVIII, Nr. 3, p. 298-408, Taf. VIII-XXVIII, Halle, 1885).

— — 7. — Ueber Tertiärpflanzen vom Himmelsberg bei Fulda (*Abhandl. d. Senckenb. naturforsch. Gesellschaft*, Bd. XX, Heft 3, p. 248-306, 5 Taf., 1901).

ENGELHARDT (H.) et KINKELIN (F.). — I. Oberpliocäne Flora und Fauna des Untermaintales, insbesondere des Frankfurter Klärbeckens ; II. Unterdiluviale Flora von Hainstadt a. M. (*Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch.*, Bd. XXIX, Heft 3, p. 149-306, Taf. XXII-XXXVI, 1908).

ETTINGSHAUSEN 1. — Die Tertiärfloren der Œsterreichischen Monarchie, nº I, Fossile Flora von Wien, 36 p., 5 Taf., 1851).

— 2. — Beitrag zur Kenntniss der fossilen Flora von Tokay (*Sitzungsberichte der Math. naturw. Classe der Kais. Akad. der Wissensch.*, Bd. XI Heft 4, 40 p., 4 Taf., 1853).

— 3. — Die tertiäre Flora von Hæring in Tirol (*Abhandl. d. K. K. geolog. Reichsanst.*, Bd. II, 3 Abth., 118 p., 31 Taf., 1853).

— 4. — Die Eocene Flora des Monte Promina (*Denkschrift. der K. Akad. d. Wissensch. math. naturw. Cl.*, Bd. VIII, 28 p., 14 Taf., 1854).

— 5. — Die Blattskelette der Apetalen. Eine Vorarbeit zur Interpretation der fossilen Pflanzenreste (*Denkschrift. der K. Akad. d. Wissensch. math. naturw. Cl.*, Bd. XV, 92 p., 51 Taf., 1858).

— 6. — Die Farnkräuter der Jetzwelt, 298 p., 180 Taf., Wien, 1865.

— 7. — Die fossile Flora des Tertiär-Beckens von Bilin. (*Denkschr. d. K. Akad. d. Wissensch. math. naturw. Cl.*, I Th., Bd. XXVI, 98 p., 30 Taf., 1866 ; II Th., Bd. XXVIII, 54 p., 9 Taf., 1868; III Th., Bd. XXIX, 110 p., 16 Taf., 1869).

— 8. — Beitrage zur Kenntniss dei fossilen Flora von Radoboj. (*Sitzungsb. d. K. Akad. d. Wiss. Math. naturw. Cl.*, Bd. LXI, I Abth., p. 829-906, 3 Taf., 1870).

— 9. — Ueber *Castanea vesca* und ihre vorweltliche Stammart (*Sitzungsb. d. K. Akad. d. Wiss. math. naturw. Cl.*, Bd. LXV, I Abth., 18 p., 17 Taf., 1872).

— 10. — Die fossile Flora von Sagor in Krain. (*Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. math. naturw. Cl.*, I Th., Bd. XXXII, p. 159-202, 10 Taf., 1872 ; II Th., Bd. XXXVII, 56 p., Taf. XI-XXVII, 1877).

— 11. — Beitrage zur Erforschung der Phylogenie der Pflanzenarten (*Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss.*, Bd. XXXVIII, I Abth., p. 65-80, 10 Taf., 1878).

— 12. — Die fossile Flora von Leoben in Steiermark (*Denkschr. der K. Akad. d. Wiss.*, Bd. LIV, 1 Abth., I Th., 58 p., 4 Taf.; II Th., 60 p., 5 Taf., 1888).

— 13. — Die formelemente der Europäischen tertiär Buche (*Fagus Feroniæ* Ung.). (*Denkschr. K. Adak. d. Wiss.*, LXI, p. 1-16, Pl. I-IV, 1894).

Ettingshausen 14. — Ueber die Nervation der Blatter bei der Gattung *Quercus*, mit besonderer berucksichtigung ihrer vorwelticher arten (*Denkschr. K. Akad. d. Wiss.*, Bd. LXIII, 64 p., 12 Taf., 3 Text. fig., 1895).

Ettingshausen und Pokorny (A.). — Die wissenschaftliche Anwendung des Naturselbstdruckes zur graphischen Darstellung von Pflanzen (56 p., 30 Taf., 1856).

Falsan (A.) 1. — La période glaciaire étudiée principalement en France et en Suisse (364 p., 105 gr. text., 2 Pl., Paris, 1889).

— — 2. — Les Alpes françaises. La Flore et la faune, le rôle de l'homme dans les Alpes, la transhumance ; collabor. de G. de Saporta, Dr Magnin, C. Rey, C. Chantre, A. Locard., 356 p., 77 fig., 1893.

Flahault (Ch.) 1. — La flore et la végétation de la France. Introduction à la Flore descriptive et illustrée de la France, par l'abbé Coste (p. 1-52, 1900).

— — 2. — La paléobotanique dans ses rapports avec la végétation actuelle : Introduction à l'enseignement de la Botanique, in-8°, autogr., IV, 217 p., 54 fig., Paris, 1903).

Fliche (P.) 1. — Études paléontologiques sur les tufs quaternaires de Resson (*B. S. G. F.*, 3, XII, p. 6-32, 1883).

— — 2. — Notes pour servir à l'étude de la nervation (*Bull. de la Société des Sciences de Nancy*, sér. II, t. VIII, fasc. XIX, p. 1-29, 10 fig., 1886).

— — 3. — Note sur la flore des lignites, des tufs et des tourbes quaternaires ou actuels du Nord-Est de la France (*B. S. G. F.*, 3, XXV, p. 959-964, 1897).

— — 4. — Flores des tufs du Lautaret (Hautes-Alpes) et d'Entraigues (Savoie) (*B. S. G. F.*, 4, IV, p. 387-400, 1904).

— — 5. — Note sur les *Phillyrea* (*B. S. B. F.*, vol. LV, p. 253-261, 343-351, 1908).

Fliche, Bleicher et Mieg. — Note sur les tufs calcaires de Kiffis (Sundgau, Alsace) (*B. S. G. F.*, 3, XXII, p. 471-482, 1894).

Florin (R.). — Zur Kenntniss der Jungtertiären Pflanzenwelt Japans (*Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, 61, p. 1-71, 6 Taf., 1920).

Fontannes 1. — Sur les terrains tertiaires du Haut-Comtat Venaissin (*C. R. Congrès A. F. A. S.*, V, p. 409-416, Clermont-Ferrand, 1876).

— 2. — Études stratigraphiques et paléontologiques pour servir à l'histoire de la période tertiaire dans la vallée du Rhône. II. Les terrains tertiaires supérieurs du Haut-Comtat Venaissin : Bollène, Saint-Paul-Trois-Châteaux, Visan ; in-8°, 99 p., 2 pl. de coupes, et 7 coupes dans le texte (*Ann. Soc. Agric. Lyon*, 4, IX, p. 571, 1876).

— 3. — Note sur la présence de dépôts messiniens dans le Bas-Dauphiné septentrional (*B. S. G. F.*, 3, V, p. 542-559, 1877).

— 4. — Études... III. Les terrains tertiaires du bassin de Visan (Vaucluse). (*Ann. Soc. Agric. Lyon*, 5, I, p. 11-126, Pl. A coupes, Pl. I-V fossiles, 6 fig. texte, 1878).

— 5. — Études... IV. Les terrains néogènes du plateau de Cucuron (Vaucluse), Cadenet, Cabrières-d'Aigues (*B. S. G. F.*, 3, VI, p. 469-529, 2 fig. texte, 2 Pl. fossiles, 1 pl. coupes, 1878).

— 6. — Les Invertébrés du bassin tertiaire du Sud-Est de la France. I. Les Mollusques pliocènes de la vallée du Rhône et du Roussillon (2 vol. in-4°, 276 et 320 p., XII et XIX Pl., 1 cart. color., Lyon, Paris, 1879-1882).

— 7. — Études... VI. Le bassin de Crest (Drôme) (*Ann. Soc. Agr. Lyon*, 5, III, 214 p., 10 Pl., 1880).

— 8. — Études... VII. Les terrains tertiaires de la région delphino-pro-

vençale du bassin du Rhône (*Ann. Soc. agric. Lyon*, 5, IV, p. 14-98, Tabl. I, 1881).

FONTANNES 9. — Nouvelles observations sur les terrains tertiaires et quaternaires des départements de l'Isère, de la Drôme et de l'Ardèche (*Ann. Soc. Agric. Lyon*, 5, V, p. 1-22, 1882).

— 10. — Note sur les terrains traversés par quelques sondages récemment exécutés dans les départements de l'Isère, de la Drôme et de Vaucluse (*Ann. Soc. Agric. Lyon*, 5, V, p. 73-94, Pl. I et II, 1883).

— — 11. — Note sur l'extension et la faune de la mer pliocène dans le sud-est de la France (*B. S. G. F.*, 3, XI, p. 103-142, 1882-1883).

— 12. — Note sur la présence des sables à *Potamides Basteroti* dans la vallée de la Cèze (Gard) (*B. S. G. F.*, 3, XII, p. 447-452, 1883-1884).

— 13. — Note sur la constitution du sous-sol de la Crau et de la plaine d'Avignon (*B. S. G .F.*, 3, XII, p. 463-473, 1883-1884).

— 14. — Nouvelle contribution à la faune et à la flore des marnes pliocènes à *Brissopsis* d'Eurre (Drôme) (*Ann. Soc. Agric. Lyon*, 5, VI, p. 421-436, I Pl., 1884).

— 15. — Études .. VIII. Le groupe d'Aix dans le Dauphiné, la Provence et le Bas-Languedoc (*Ann. Soc. Agric. Lyon*, 5, VII, p. 225-420, 1885).

— 16. — Études... IX et X. Terrains tertiaires marins de la côte de Provence (*Mém. posth. rédig. et compl.*, par Ch. Depéret, 2 vol. in-8°, 116 et 79 p., 18 et 8 fig., 1889-1892).

FONTANNES et CAREZ 1. — Carte géologique détaillée, feuille 210, Orange, 1887.

— — 2. — Cart. géol. détaill., feuille 222, Avignon, 1888.

FRIEDRICH. — Beitrage zur Kenntniss der tertiar Flora der Provinz Sachsen (*Abhandl. zur Geolog. specialkarte v. Preuss und d. Thuringisch. Staaten*, Bd. IV, Heft 3, VIII et 305 p., I carte. — Atlas de 31 Pl., 1883).

FRITEL (P.-H.) 1. — Histoire naturelle de la France. Partie 24 *bis* (*Paléobotanique*, IV et 347 p., 412 fig. text., 36 Pl., Paris, Deyrolle, 1903).

— — 2. — Les *Cinnamomum* fossiles de France. — Espèces paléocènes (*Le Naturaliste*, 26e année, 2e sér., n° 425, p. 257-260, et n° 426, p. 270-273, 14 fig., 1904) ; Espèces oligocènes (*Le Natural.*, 27e année, 2e sér., n° 438, p. 125-129, 17 fig., 1905).

— — 3. — Revision de la flore fossile des grès yprésiens du Bassin de Paris (*Journal de Botanique*, 22e année, 2e série, t. XI, p. 101-112, 149-156, 249-268, 1909).

— — 4. — Observations sur la flore fossile des grès thanétiens de Vervins (Aisne) et revision des espèces qui la composent (*B. S. G. F.*, 4, X, p. 691-709, 10 fig. text., Pl. XII et XIII, 1910).

— — 5. — Remarques sur la flore quaternaire du Midi de la France et des environs de Paris (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 1920, n° 7, p. 685-689).

— (P.-H.) 6. — Contribution à l'étude des Flores tertiaires d'après les matériaux du Muséum (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 1921, n° 5, p. 383-388).

GADECEAU (E.). — Note sur les Platanes (*Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest de la France* 4e année, p. 105-111, Pl. IV-VI, 1894).

GARDNER (J.-S.) et ETTINGSHAUSEN. — A monograph of the british eocene flora (vol I., *Filices*, 86 p., 13 Pl., 1879-1882 ; vol. II, *Gymnospermæ*, 159 p., 27 Pl., 1883-1886).

GAUDIN (C.-TH.) et STROZZI (C.). — Contributions à la flore fossile italienne. I. Mémoire sur quelques gisements de feuilles fossiles de la Toscane (47 p., 13 Pl., 1858) ; II. Val d'Arno (60 p., 1 cart., Coupe, 10 Pl., 1859) ; III. Massa Maritima (20 p., 4 Pl., 1859) ; IV. Travertins toscans (30 p.,

7 Pl., 1860) ; V. Tufs volcaniques de Lipari par Gaudin et P. de Mandralisca (12 p. et 3 Pl., 1860) ; VI. Mémoire par Gaudin et Strozzi (32 p., 4 Pl., 1862) ; Cf. *Mémoir. Soc. helvét.* (Mém. I, t. XVI, 1858 ; Mém. II et III, t. XVII, 1859 ; Mém. IV et V, t. XVIII, 1860 ; Mém. VI, t. XX, 1862).

Geyler (Ph.-Th.) und Kinkelin (Ph.). — Oberpliocän-Flora aus den Baugruben des Klärbeckens bei Niederrad und der Schleuse bei Höchst A. M. (*Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch.*, Bd. XV, Heft 1, p. 1-47, Taf. I-IV, Franckfurt-A.-M., 1887).

Gignoux (M.). — Les formations marines pliocènes et quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicile (*Ann. de l'Université de Lyon*, nouvelle série, I, Sc. médec., fasc. XXXVI, in-8°, 693 p., 42 fig., 21 pl. hors texte, 1913).

Gœppert (H. R.) 1. — Die tertiäre Flora von Schossnitz in Schlesien (52 p., 26 Taf., 1855).

— — 2. — Beitrage zur tertiäre Flora Schlesien's (25 p., 6 Taf., 1855).

Gœppert (H.-R.) et Menge (A.). — Die Flora des Bernsteins und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiärformation und der Gegenwart (vol. I, VII et 63 p., 16 Taf., Dantzig, 1883 ; vol. II, Die Flora des Bernsteins, Bd. II ; Die Angiospermen des Bernsteins, von Dr H. Conventz, IX et 140 p., 13 Taf., Dantzig, 1886).

Gray (Asa.). — Diagnostic Characters of new species of Phanerogamous Plants, collected in Japan. With observations on the relations of the Japanese Flora to that of North America and other parts of the Northern Temperate Zone (*Mem. Amer. Ac. arts and Sc.*, vol. VI, n. s., p. 377-449, 1859).

Gras (S.). — Description géologique du département de Vaucluse, suivie d'une notice sur les mines et les carrières (440 p., 2 pl., Paris et Avignon, 1862).

Grisebach (A.). — La végétation du globe, d'après sa disposition suivant les climats. Trad. par Tchihatchef (2 vol. in-8°, XVI et 765 p., 1 carte ; VI et 906 p., Paris, 1877-1878).

Guebhard (A.) et Laurent (L.). — Sur quelques gisements nouveaux de végétaux tertiaires dans le sud-est de la Provence (*C. R. Congrès. A. F. A. S.*, p. 554-579, Paris, 1900).

Hann (J.). — Atlas der Meteorologie (*Berghaus Physikalischer Atlas*, Abth. III, Gotha, 1887).

Haug (E.). — Traité de géologie (2024 p., 485 fig., 135 Pl., Paris, 1908-1911).

Heer (O.) 1. — *Flora tertiaria Helvetiæ.* Die tertiäre Flora der Schweiz (3 vol. in-4°, 606 p., 155 Pl., Winterthur, 1854-1859).

— — 2. — Recherches sur le climat et la végétation du pays tertiaire, 220, et XXII p., 2 cart., Trad. par Ch.-Th. Gaudin, Winterthur, 1861).

— — 3. — Beitrage zur nahern Kenntniss der Sachsich Thuringischen Braunkohlenflora (*Abandl. d. naturwiss. Vereins für d. Prov. Sachs. und Thuring.*, Bd. II, 32 p., 10 Pl., Berlin, 1861).

— — 4. — Miocene baltische Flora Beitrage zur Naturkunde Preussens (*Konigl. physikalish. Ökonomisch. Gesellschaft zu Königsberg*, 104 p., 30 Taf., 1869).

— — 5. — La flore miocène du Spitzberg (*Archiv. des Sc. de la Biblioth. univers.*, 14 p., décembre 1869).

— — 6. — Ueber die Braunkohlen-Flora des Zsily-Thales in Siebenbürgen (*Mittheilung aus dem Jarbuch. der Kon. ungar. geolog. Anstalt.*, Bd. II, I Liefer., p. 1-25, Pl. I-VI, Pest, 1872).

— — 7. — *Flora fossilis arctica* (Die fossile Flora der Polarländer, 7 vol., 1868-1883).

— — 8. — Zur Geschichte der Ginkgo-artigen Baüme (*Engl. Bot. Jahrbuch.*, Bd. I, p. 1-14, Leipzig, 1881).

Hickel (A.). — Graines et plantules des arbres et arbustes indigènes et communément cultivés en France (1re part., Conifères, 182 p., 93 fig., Versailles, 1911); 2e part. Angiospermes, 350 p., 85 fig., 2 Pl. hors texte, 1914).
Hiern (W. P.). — A monograph of *Ebenaceæ* (*Trans. of the Cambridge philosoph. Societ.*, vol. XII, part I, p. 27-300, 11 Pl., 1873).
Hochreutiner (B. P. G.). — *Plantæ bogorienses exsiccatæ novæ vel minus cognitæ quæ in horto botanico coluntur* (ix et 73 p., 1904).
Hooker (W.-J.). — *Species Filicum*, 5 vol. in-8°, 304 Pl., London, 1846-1864.
— (W.-J.) and Baker (J.-G.). — Synopsis Filicum or a Synopsis of all Known Ferns (XII a. 560 p., 9 pl., London, 1874).

Index Kewensis. — *Index plantarum phanerogamarum, nomina et synonyma omnium generum et specierum a Linnæo usque ad finem anni MDCCCCV complectens*, 4 vol. et 3 supplém., Oxford, 1893-1908.

Jackson (R. Tr.). — Localized stages in development in plants and animals (*Mem. of the Boston Soc. of Natur. Hist.*, vol. V, n° 4, 1899).
Jacquemet (E.). — Note sur le pliocène marin des bassins de l'étang de Thau, de l'Hérault, de l'Orb et de l'Aude (*B. S. G. F.*, 3, XXVII, p. 721-723, 1899).
Jepson (W. L.). — The trees of California, 228 p., 125 fig., San-Francisco, 1909.
Joleaud (L.) 1. — Géologie et paléontologie de la plaine du Comtat et de ses abords. Description des terrains néogènes [2 fasc. in-8°, 285 p. et 11 Pl. fasc. I, Avignon (Seguin), 1907 ; fasc. II, Montpellier (Montane, Sicardi et Valentin), 1912].
— — 2. — Vue générale de la stratigraphie des terrains néogènes de la plaine du Comtat et de ses abords (*C. R. Congrès A. F. A. S. Lille*, p. 463-469, 1909).
— — 3. — Vue générale de la paléontologie des Vertébrés des terrains néogènes de la plaine du Comtat et de ses abords (*A. F. A. S. Lille*, p. 469-475, 1909).

Knowlton (F.-H.). — A catalogue of the mesozoic and cenozoic plants of North America (*Bull. U. S. Geol. Surv.*, 696, 815 p., 1919).
Kovats (J. V.). — Fossile Flora von Erdöbenye (*Arbeiten der geolog. Gesellsch. für Ungarn.*, I Heft, 38 p., 7 Taf., Pest, 1856).
Krasan (Fr.). — Die pliocän Buche der Auvergne (*Denkschrift mathem.-naturw. il. Kais. Akad. d. Wiss.*, Bd. LXI, 4 p., I Pl., Wien, 1895).
Krausel (R.), Reimann (H.), Reichenbach (E.), Meyer (F.) u. Prill (W.). — Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs (*Jahrb. Preuss. Geol. Landes für 1917*, Bd. XXXVIII, 338 p., 26 Taf., 1919).
Krausel (R.). — Nachträge zur Tertiärflora Schlesiens (I, *Jahrb. Pr. Geol. Land. f. 1918*, Bd. XXXIX, p. 329-417, Taf. XVI-XXVII, 1920 ; II. *Braunkohlenholzer*, id., p. 418-460, Taf. XXVIII-XXXVIII, 1920).

Lamothe (Général de) 1. — Sur le rôle des oscillations eustatiques du niveau de base dans les formations des systèmes de terrasses de quelques vallées (*C. R. A. S.*, t. CXXXII, p. 1428-1430, 1901).
— — 2. — Note sur les relations stratigraphiques qui paraissent exister entre les anciennes lignes de rivage de la côte algérienne et celles signalées sur la côte niçoise (*B. S. G. F.*, 4, IV, p. 14-38, 1904).
— — 3. — Les anciennes nappes alluviales et les terrasses du Rhône et de l'Isère dans la région de Valence (*B. S. G. F.*, 4, XV, p. 3-90, 1915).

Lamotte (M.). — Prodrome de la flore du Plateau central (628 p., Paris, 1877).

Langeron (M.). — Contributions à l'étude de la flore fossile de Sézanne (*Bull. Soc. Hist. Natur. Autun*, fasc. I, Pl. II-V, 5 fig. text., t. XII, 1899; fasc. II, 42 p., 5 Pl., t. XIII, 1900 ; Fasc. III, 28 p., Pl. III-V, 7 fig. texte, t. XV, 1902).

Lapparent (A. de). — Traité de géologie (3 vol. in-8°, 5e édition, Paris, 1906).

Lauby (A.) 1. — Botanique du Cantal. Bio-bibliographie analytique, suivie d'une liste des végétaux vivants et fossiles nouveaux pour cette région (*Revue de la Haute-Auvergne*, 76 p., in-8°, 1903).

— — 2. — Recherches paléophytologiques dans le Massif Central (*Bull. Serv. Cart. Géol. de la France et des topogr. souterr.*, n° 125, t. XX, 398 p., 14 Pl., 1 carte, Paris, 1909-1910).

Laurent (L.) 1. — Flore des Calcaires de Célas (*Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, série II; *Bull. Notes zoolog., géolog., paléont.*, t. I, fasc. II, 154 p, 14 Pl., 1 tabl., 4 cart., 1898-1899).

— — 2. — Contribution à l'étude de la végétation du Sud-Est de la France. Flore de la basse vallée de l'Huveaune pendant le dépôt des argiles de Marseille (*Ann. Faculté Sciences Marseille*, t. XII, fasc. III, p. 1-60, 1 Pl., 1902).

— — 3. — Flore pliocène des Cinérites du Pas-de-la-Mougudo et de Saint-Vincent-la-Sabie (Cantal), avec une introduction géologique et paléontologique par M. P. Marty (*Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. Géologie*, t. IX, 1re partie, p. 1-70, 4 Pl., 5 fig. ; 2e partie, p. 70-313, 54 fig., I tabl., 20 Pl., 1904-1905).

— — 4. — Les progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade (*Progressus rei botanicæ*, Bd. I, Heft 2, p. 319-367, 1907),

— — 5. — Flore plaisancienne des argiles cinéritiques de Niac (Cantal). avec introd. géolog. par M. P. Marty (*Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, Géologie, t. XII, 88 p., 4 fig., 9 Pl., 1908).

— — 6. — Étude phytologique sur le bassin de Célas (*B. S. G. F.*, 4, X, p. 910-913, 1910).

— — 7. — Note à propos d'un nouveau gisement de plantes fossiles du département de l'Ain (*A. F. A. S.*, 40e sess., vol. II, p. 293-297, Dijon, 1911).

— — 8. — Flore fossile des schistes de Menat (Puy-de-Dôme). (*Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, Géologie, XIV, 246 p., I Tabl., 110 fig. texte, 17 Pl., 1912).

— — 9. — Note préliminaire au sujet des plantes fossiles du gisement pliocène de Reuver et des gisements voisins (Frontière hollandaise-allemande) (*Iaarvesl. Rijksopspor. v. Delfstoff. ov. 1914*, 4 p., Amsterdam, 1915).

— — 10. — Les *Liquidambars*. Essai de filiation des formes actuelles et fossiles du genre *Liquidambar* (*Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, t. XVII, p. 9-27, Pl. II-III, 1919).

Lecomte (H.) 1. — Lauracées de Chine et d'Indo-Chine (*Nouvelles Archiv. du Mus. Hist. nat. Paris*, sér. 5, t. V, p. 44-120, Pl. III-IX, 1913).

— — 2. — Flore générale d'Indo-Chine, 1907-1921.

Lenthéric (Ch.). — Les villes mortes du golfe de Lyon (524 p., 15 Pl., Paris, 1898).

Lesquereux (L.) 1. — Contribution to the fossil flora of the Western Territories. Part I (The Cretaceous Flora). On the fossils plants of the Cretaceous Dakota Group of the United States (*Report of the U. S. geolog. Surv. of the Territor.*, vol. VI, p. 1-136, Pl. I-XXX, 1874) ; Part II (The Tertiary Flora) (*Rep. U. S. geol. Surv.*, vol. VII, 366 p., 65 Pl., 1878) ; Part III (The cretaceous and tertiary Floras) (*Rep. of the U. S. geol. Surv.*, vol. VIII, 284 p., 59 Pl., 1883).

— — 2. — Report on the fossils Plants of the auriferous gravel deposits

of the Sierra Nevada (*Mem. of the Museum of comparat. Zoology at Harvard College*, vol. VI, n° 2, 58 p., 10 Pl., Cambridge, 1878).

Lesquereux (L.) 3. — The flora of the Dakota group. A posthum. work, edit by E. H. Knowlton (*Monogr. of the U. S. Geolog. Surv.*, vol. XVII, 400 p., 66 Pl., 1891).

Loret (H.) et Barrandon (A.). — Flore de Montpellier ou analyse descriptive des plantes vasculaires de l'Hérault (LXXVI et 663 p., 2 cart., 1886).

Ludwig (R.) 1. — Fossile Pflanzen aus der jungsten Wetterauer Braunkohle (*Palæontographica*, Bd. V, p. 81-109, Taf. XVI-XXIII, Cassel, 1857).

— — 2. — Fossile Pflanzen aus der mittleren Etage der Wetterau-Rheinischen Tertiär-Formation (*Palæontogr.*, Bd. V, p. 132-168, Taf. XXVII-XXXV, 1857).

— — 3. — Fossile Pflanzen aus der altesten Abtheilung der Rheinisch-Wetterauer Tertiar-Formation (*Palæontogr.*, Bd. VIII, p. 39-154, Taf. VI-LX, 1859-1861).

Martonne (E. de). — Traité de géographie physique (in-8°, 880 p., 396 fig. et cart. dans le texte, 48 Pl., 2 planisph. (*Biogéographie*, p. 711-804, Paris, 1909).

Martins (C.-F.) 1. — Essai sur la topographie botanique du Mont-Ventoux en Provence (*Ann. sc. nat.*, s. 2, t. X, p. 129-150, 228-248, Pl. VII, 1838).

— — 2. — Sur l'origine paléontologique des arbres, arbustes et arbrisseaux indigènes du Midi de la France, sensibles au froid dans les hivers rigoureux (*Mém. Acad. Sc. et Lettr. Montpellier. Sect. Sc.*, t. IX, p. 87-122, 1877).

Martius (de). — Historia naturalis Palmarum (3 vol., 180 Pl., 350 p., 1823-1850).

Marty (P.) 1. — L'ascendance de l'Érable plane (*Feuille des Jeunes naturalistes*, 3e sér., 26e ann., n° 310, p. 188-189, 1898).

— — 2. — Sur deux Asclépiadinées fossiles (*F. Jeun. natur.*, IVe sér., 32e ann., n° 380, p. 161-164, 1902).

— — 3. — Lettre au sujet du Hêtre pliocène de l'Auvergne (*Rev. d'Auvergne :* Congrès d'Aurillac, 1902).

— — 4. — Flore miocène de Joursac (Cantal) (*Rev. de la Haute-Auvergne*, 92 p., I Tabl., 4 fig, 13 Pl., 1903).

— — 5. — Les études de M. Laurent sur la flore fossile du Cantal (*Rev. Haute-Auvergne*, 20 p., 1904).

— — 6. — Un nouvel horizon paléontologique du Cantal (*Rev. Haute-Auvergne*, 24 p., 4 Pl., 1904).

— — 7. — Végétaux fossiles des cinérites pliocènes de Las Clausades (Cantal) (*Rev. Haute-Auvergne*, 36 p., 8 Pl., 1905).

— — 8. — L'If miocène de Joursac (*Feuill. jeun. natur.*, IVe sér., 35e ann., n° 419, p. 177-182, 1905).

— — 9. — Études sur les végétaux fossiles du Trieu de Leval (Hainaut), avec une note préliminaire sur la résine fossile de ce gisement, par le Dr Maurice Langeron (*Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. de Belgique*, t. V, 52 p., 9 Pl. Bruxelles, 1907).

— — 10. — Note sur la flore fossile de Lugarde (Cantal) (*C. R. A. S.*, t. CXLVII, p. 395-397, 1908).

— — 11. — Trois espèces nouvelles pour la flore fossile du Massif Central (Puy-de-Dôme) (*Rev. Haute-Auvergne*, 11 p., 1 fig. text., 1912).

— — 12. — Florule miocène et géologie des environs de Lugarde (Cantal) (*Rev. Haute-Auvergne*, 12 p., 2 Pl., 1912).

Maury (P.). — Sur une station du Châtaignier fossile et vivant du Cantal (*Feuill. jeun. natur.*, IV sér., 34e ann., nº 398, p. 30-32, I Pl., 1903).

Massalongo et Scarabelli. — Studii sulla Flora fossile e geologia stratigrafica del Senigalliese (in-4º, 506 p., 45 Tav., Imola, 1859).

Matthieu (A.). — Flore forestière. Description raisonnée et histoire des végétaux ligneux qui croissent spontanément en France et des essences importantes de l'Algérie (in-8º, IX, et 618 p., 3e édit , Paris, 1877).

Meschinelli (A.) et Squinabol (X.). — *Flora tertiaria italica*, in-8º, LXII et 578 p., Patavii, 1893.

Meschinelli (L.) 1. — Studio sulla flora fossile di Monte Piano (*Att. d. Soc. Venet. Trentin. d. Scienz Natur.*, vol X, fasc. II, 31 p., I Pl., Padova, 1889).

— — 2. — La flora dei tufi del Monte Somma (*Rend. dell. R. Accadem. d. Scienz. Fisich. e Matemat.*, fasc. 4, 8 p., Apr. 1890, Napoli, 1890).

Michaux (Fr.-A.). — Histoire des arbres forestiers de l'Amérique septentrionale (3 vol. in-8º, Paris, 1810-1813).

Mouillefert (P.). — Traité des arbres et des arbrisseaux (2 vol. in-8º, 1404 p., 1 Atlas, 195 Pl., Paris, 1892-1898).

Munier-Chalmas. — Sur les terrains tertiaires qui bordent le Plateau Central entre Tournon et la Voulte (*B. S. G. F.*, 3, XXIV, p. 653-658, 1896).

Nathorst (A. G.) 1. — Contributions à la flore fossile du Japon (*Kungl. Svenska Vetenskapsakadem. Handling.*, Bd. XX, nº 2, 92 p., 16 Pl., 4 fig. texte, Stockholm, 1883).

— — 2. — Ueber abweichend gebildete Blätter der Rotbuche (*Fagus silvatica* L.) (*Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl.*, Bd. XLII, nº 7, 10 p., I Taf., 1907).

— — 3. — Sur la valeur des flores fossiles des régions arctiques comme preuve des climats géologiques (*C. R. XIe Congr. géol. intern.*, Stockholm, p. 743-756, 1910).

— — 4. — Tertiare Pflanzenreste aus Ellesmere-Land (*Rep. second Norwegian Arct. Exped. in the « Fram », 1898-1902*, nº 35, Christiania, 1915).

— — 5. — *Ginkgo adiantoides* (Unger). Heer im Tertiar Spitzbergens nebst einer Kurzen Ubersicht der übrigen fossilen Ginkgophyten desselben Landes (*Geologiska Foreningens Forhandling,* Stockholm, Bd. XLI, Heft 3, p. 234-249, 4 fig. texte, 1919).

— — 6. — Zwei kleine paläobotanische Notizen (*Geol. Foren. Forhandl.*, Bd. XLI, Heft 5, p. 457-460, 1919).

Noulet (J.-B). — De quelques plantes fossiles de l'âge miocène découvertes près de Toulouse (*Mém. Acad. Sc. de Toulouse*, p. 320-331, 1865).

Œrsted (A. S.). — Études préliminaires sur les Cupulifères de l'époque actuelle principalement au point de vue de leurs rapports avec les espèces fossiles (*Mém. Acad. royal. des Sciences de Copenhague*, 5, IX, p. 507-538, 1871 ; Bidrag til Kundskab om Egefamilien i Nutid og Fortid (*Vidensk. Selsk. Skr. 5 Række, naturvidens. Kabelig og Mathemat.*, Afd. 9, Bd. VI, p. 322-506, 8 Taf., 1 Kart., 1871).

Pax (F.). — *Aceraceæ. Das Pflanzereich A. Engler*, IV, 163, 88 p., 14 fig., 2 Kart., 1902.

Pengally (W.) et Heer (O.). — On the lignite formation of Bovey-Tracey, Devonshire (*Philosoph. Trans.*, Part. II, 68 p., 20 Pl., London, 1862).

Pilger (R.). — *Taxaceæ. Pflanzenreich v. Engler*, IV, 5, 124 p., 24 f., 1903.

Pitard (J.) et Proust (L.). — Les îles Canaries. Flore de l'Archipel, in-8º, 500 p., 19 Pl., Paris, 1908.

PLANCHON (G.). — Études sur les tufs de Montpellier au point de vue géologique et paléontologique (in-4°, 76 p., 1 cart., 2 Pl., 1864).

PRINCIPI (P.). — Contributo alla flora fossile del Senigalliese (*Malpighia*, vol. XXII, p. 35-63, 6 fig., Genova, 1908).

REID (CL. and EL. M.) 1. — The lignite of Bovey-Tracey (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, vol. CCI, p. 161-178, Pl. XV-XVI, 1910).

— — 2. — The pliocene Floras of the Dutch-Prussian border (*Meded. Rijksopsporing Delfstoffen*, n° 6, 179 p., 4 textfig., 20 Pl., The Hague, 1915).

REID (EL. M.) 1. — Two preglacial floras from Castle Eden and a comparative review of pliocene floras (*Quart. Journ. Geol. Soc.*, vol. LXXVI, pt. 2, p. 104-161, Pl. VII-X, 1920).

— — 2. — Recherches sur quelques graines pliocènes du Pont-de-Gail (Cantal). Traduct. de P. Marty (*B. S. G. F.*, 4, XX, p. 48-87, 2 Pl., 1920).

RÉROLLE. — Flore fossile de Cerdagne (*Rev. Sc. Nat. Montpellier*, 3e sér., t. IV, p. 167-191, 252-298, 368-386, Pl. IV-VI et Pl. IX-XIV, 1884-1885).

RISTORI (G.) — Contributo alla flora fossile del Val d'Arno superiore. (*Att. d. Societ. Toscan. d. Scienz. Natural.*, vol. VII, fasc. I, 50 p., 1 Tav., Pisa, 1885).

ROMAN (FR.) 1. — Recherches stratigraphiques et paléontologiques dans le Bas-Languedoc (*Ann. Univ. Lyon*, XXXIV, 345 p., 8 Pl., 1897).

— — 2. — Sur un nouveau gisement pliocène aux environs de Nîmes (*Bull. S. et. Sc. Nat. Nîmes*, XXXIV, p. 43-53, 1907).

ROYS (Mis DE) 1. — Lettre sur les terrains des environs de Beaucaire (*B. S. G. F.*, 1, X, p. 41-44, 1839).

— — 2. — Note sur quelques faits des environs de Beaucaire (*B. S. G. F.*, 2, I, p. 14, 1843).

— — 3. — Communication au sujet des recherches de l'abbé Berthon (*B. S. G. F.*, 2, VII, p. 651-655, 1849-1850).

— — 4. — Observations (*B. S. G. F.*, 2, XVIII, p. 638, 1862).

— — 5. — Observations sur les communications du Mis de Saporta (*B. S. G. F.*, 3, II, p. 173-176, 1874).

SACCO (F.). — Étages et faunes tertiaires du Piémont (*B. S. G. F.*, 4, V, p. 893, 1905).

SAINT-LAGER. — Catalogue des plantes vasculaires de la Flore du bassin du Rhône (886 p., Lyon, Genève, Bâle, 1883).

SAPORTA (G. DE) 1. — Note sur les plantes fossiles de la Provence (*Bull. des séances de la Soc. vaudoise des Sciences naturelles*, t. VI, p. 505-514, Lausanne, 1858-1860).

— — 2. — Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire, 4. vol., 1862-1874 (*Ann. des Sc. Nat. Botanique*, 1re part., S. 4, t. XVI, p. 309-345, Pl. XVII, et t. XVII, p. 191-311, Pl. I-XIV, 1862 ; t. XIX, p. 5-124, Pl. I-XI, 1863. — 2e partie, S. V., t. III, p. 5-152, Pl. I-VIII, et t. IV, p. 5-264, Pl. I-XIII, 1865. — 3e partie, S. V, t. VIII, p. 5-136, Pl. I-XV, 1867, t. IX, p. 5-62, Pl. I-VII, 1868.-Supplém. I, S. V, t. XV, p. 277-351, Pl. XV-XVI, 1872 ; t. XVII, p. 5-44, Pl. I-V, 1873 ; t. XVIII, p. 23-146, Pl. VI-XVIII, 1874).

— — 3. — Remarques sur les genres de végétaux actuels dont l'existence a été constatée à l'état fossile, leur ancienneté relative, leur distribution, leur marche et leur développement (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XIII, p. 189-313, 1866).

— — 4. — La flore des tufs quaternaires de Provence (*C. R. 33e sess. Congr. scient. de France*, 32 p., 1 Pl., Aix, 1867).

Saporta (G. de) 5. — Note sur la flore fossile de Coumi (Eubée) (*B. S. G. F.*, 2, XXV, p. 315-328, 1868).
— — 6. — Prodrome d'une flore fossile des travertins anciens de Sézanne (*Mém. Soc. géol. de France*, 3 s., t. VII, Mém. in-8, p. 289-437, Pl. XXII-XXXVI, 1868).
— — 7. — Caractères de l'ancienne végétation polaire. Analyse raisonnée de l'ouvrage de M. Oswald Heer, intitulé : *Flora fossilis arctica* (*Ann. Sc. nat.*, Botanique, Ve s., t. IX, p. 86-126, 1868).
— — 8. — Sur l'existence de plusieurs espèces actuelles observées dans la flore pliocène de Meximieux (*B. S. G. F.*, 2, t. XXVI, p. 752-773, 1868-1869).
— — 9. — Sur les caractères propres de la végétation pliocène, à propos des découvertes de M. J. Rames, dans le Cantal (*B. S. G. F.*, 3, I, p. 212-232, 1872-1873).
— — 10. — Forêts ensevelies sous les cendres éruptives de l'ancien volcan du Cantal, observées par M. J. Rames, et conséquences de cette découverte pour la connaissance de la végétation dans le centre de la France à l'époque pliocène (*Ann. Sc. Nat.*, S. 5, t. XVII, p. 402-406, 1873).
— — 11. — Sur la découverte de deux types nouveaux de Conifères dans les schistes permiens de Lodève (Hérault) (*C. R. A. S.*, t. LXXX, p. 1017-1020, 1875).
— — 12. — L'ancienne végétation polaire d'après les travaux de M. Heer et les découvertes des explorateurs suédois (2 cart., Paris, 1875).
— — 13. — Sur le climat des environs de Paris à l'époque du diluvium gris. A propos de la découverte du Laurier dans les tufs quaternaires de la Celle (*C. R. Congrès A. F. A. S.*, Clermont-Ferrand, p. 640-654, Pl. XIII, 1876).
— — 14. — Les périodes végétales de l'époque tertiaire (*La Nature*, *pass.*, t. VIII, IX, X et XI, 1876-1878).
— — 15. — Préliminaires d'une étude des Chênes européens vivants et fossiles comparés. Définition des races actuelles (*C R. A. S.*, t. LXXXIV, p. 244-247, 1877. Données paléontologiques, p. 287-290, 1877).
— — 16. — Les anciens climats et leurs rapports avec la marche et le développement de la végétation européenne (*C. R. Congrès A. F. A. S.*, Le Havre, p. 1139-1153, 1877).
— — 17. — Flore des arkoses de Brives (*Ann. Soc. agric. Sc. Arts et Comm. du Puy.*, vol. XXXIII, 72 p., 6 Pl., 1878).
— — 18. — Le monde des plantes avant l'apparition de l'Homme, in-8°, VIII et 416 p., 118 fig. text., 13 Pl., Paris, 1879.
— — 19. — Tableau de la classification des étages tertiaires et quaternaires, conçu au double point de vue de la marche de la végétation et des recherches d'anthropologie préhistorique comparées (*Matér. pour l'hist. primit. et natur. de l'Homme*, XVe ann., 2 sér., t. XI, Cantal, p. 278-284, tabl. hors texte, 1880).
— — 20. — Histoire des variations morphologiques d'un type de plantes. Le *Salisburia* ou *Ginkgo* (*La Nature*, t. XVI, p. 1-3, 102-106, 210-215, 378-382, 1880-1881 ; t. XVII, p. 123-125, 1881 ; t. XIX, p. 155-158, 203-206, 299-302, 1882).
— — 21. — Sur quelques types de végétaux récemment observés à l'état fossile (*C. R. A. S.*, t. XCIV, p. 1020-1022, 1882).
— — 22. — Nouvelles observations sur la flore fossile de Mogi, dans le Japon méridional (*Ann. Sc. Nat.*, Botanique, S. VI, t. XVII, p. 73-106, 11 fig. texte, Pl. VI-IX, 1884).
— — 23. — L'évolution du règne végétal. II. Les Phanérogames, 2 vol. in-8°, X, et 252 p., 106 fig. ; 248 p., 30 fig., 1885.

Saporta (G. de) 24. — Sur l'horizon réel qui doit être assigné à la flore fossile d'Aix-en-Provence (*C. R. A. S.*, t. CIII, p. 27-30, 191-195, 1886).

— — 25. — Sur quelques types de Fougères tertiaires nouvellement observées (*C. R. A. S.*, t. CIV, p. 954-957, 1887).

— — 26. — Origine paléontologique des arbres cultivés ou utilisés par l'Homme, in-12, 360 p., 43 fig. text., Paris, 1888.

— — 27. — Dernières adjonctions à la flore d'Aix-en-Provence (*Ann. sc. nat.*, Bot., s. 7, t. VII, p. 1-104, Pl. I-X, 1888 ; t. X, p. 1-192, Pl. I-XX, 1889).

— — 28. — Revue des travaux de paléontologie végétale parus en 1888 ou dans le cours des années précédentes (*Rev. gén. de Botanique*, t. I, p. 540-548, 582-586, Pl. XXV, 1889; t. II, p. 176-192, 225-238, Pl. XI-XIV, 1890).

— — 29. — Recherches sur la végétation du niveau aquitanien de Manosque (*Mém. Soc. géol. de France*, Paléontologie, t. III, Mém. n° 9, 83 p., 20 Pl., 1891-1892).

— — 30. — Revue des travaux de paléontologie végétale parus en France dans le cours des années 1889-1892 (*Rev. gén. de Bot.*, t. V, p. 119-125 ; 172-180; 230-234 ; 265-275 ; 317-327 ; 355-368, Pl. III-VI, 1893).

— — 31. — Sur les rapports de l'ancienne flore avec celle de la région provençale actuelle (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. XL, p. 10-36, Pl. I-III, 1893).

Saporta (G. de) et Marion (A.-F.) 1. — Essai sur la végétation à l'époque des marnes heersiennes de Gelinden (*Mém. cour. et Mém. d. savants étrang., publiés par Acad. Roy. Sc., Lettr. et Beaux-Arts de Belgique*, t. XXXVII, 96 p., 12 Pl., Bruxelles, 1873).

— — 2. — Sur les couches supérieures à la mollasse du bassin de Théziers (Gard) et les plantes fossiles de Vacquières (*B. S. G. F.*, 3, II, p. 272-287, Pl. VII et VIII, 1873-1874).

— — 3. — Recherches sur les végétaux fossiles de Meximieux. Introd. stratigraph. par A. Falsan (*Arch. Mus. Hist. Natur. de Lyon*, t. I, p. 131-335, Pl. XXII-XXXVIII, 1876).

— — 4. — Revision de la flore heersienne de Gelinden (*Mém. cour. et Mém. des Sav. étrang., publiés par Acad. roy. des Sc., Lettr. et Beaux-Arts de Belgique*, t. XLII, 112 p., 14 Pl., Bruxelles, 1878).

Sargent (Ch. Spr.). — The silva of North America (*A description of the trees, which grow naturally in North America exclusive of Mexico*, 14 vol. in-4, 740 Pl., Boston and New-York, 1891-1902).

Sarran d'Allard (L. de) 1. — Description géologique des environs de Pont-Saint-Esprit (*Mém. Soc. scientif. et littér. d'Alais*, t. XVIII, p. 151-223, 2 pl., 1 cart., 1886).

— — 2. — Matériaux pour servir à l'explication de la carte géologique des environs de Pont-Saint-Esprit (*B. S. G. F.*, 3, XV, p. 302-328, 1 pl., 1886-1887).

Senechal (R. Le). — Empreinte de *Cinnamomum polymorphum* dans les marnes de Vichy (*Feuill. jeun. natural.*, 4e s., 32e ann., n° 377, p. 105, 1902).

Seward (A. C.) 1. — Fossil plants. A text-book for students of Botany and Geology, vol. IV, XVI et 543 p., 190 ill., Cambridge, 1919.

— — 2. — The jurassic flora of Yorkshire (*The naturalist*, Jan. and Febr. 1911, p. 1-8, 85-94, 1 fig. text., 2 Pl.).

Seward (A. C.) and Gowan (Miss J.). — The Maiden-hair Tree (*Ginkgo biloba* L.) (*Ann. of. Botany*, vol. XIV, n° 53, p. 109-154, Pl. VIII-X, 1900).

Schimper (W. P.). — Traité de paléontologie végétale (3 vol. in-8°, et atlas., 110 Pl., in-4°, Paris, 1869-1874).

SCHMITZ (S.-J.). — Essai de reconstitution de flore miopliocène, par M. P. Marty (*Ann. Soc. Sc. de Bruxelles*, t. XXVI, 1re part., p. 86-87, 1901-1902).
SCHNEIDER (C. K.). — Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. (Bd. I, 810 p., 460 abb. im Text., Iéna; Bd. II, 1070 p., 628 Abb., Regist. VII et 136 p., 1906-1912).
SHAW (G. R.). — The genus *Pinus*. Publications of the Arnold Arboretum, nº 5, 94 p., 39 pl., Cambridge, 1914.
SISMONDA (E.). — Matériaux pour servir à la paléontologie du terrain tertiaire du Piémont (*Memor. d. Real. Academ. d. Scienz. d. Torino,* Ser. II, t. XXII, p. 391-472, 33 Pl., 1864).
SOLEREDER (Dr H.). — Systematische Anatomie der Dicotyledonen, 1 vol. in-8º, 984 p., 189 fig. text., Stuttgart, 1899 ; suppl. 422 p., 1908.
SORDELLI (F.). — Descrizione di alcuni avanzi vegetali delle argille plioce nische Lombarde. (*Att. Soc. Ital. Sc. Nat.*, vol. XVI, fasc. III, 80 p., 4 Pl., Milan, 1874).
SPACH. — Note sur les Platanes (*Ann. sc. nat.*, s. 2, t. XV, p. 289-294, 1841).
SQUINABOL (S.). — Contribuzioni alla flora fossile dei terreni terziarii della Liguria. II. Caracee e Felci (Genova, 1889); I. Alghe (1891); III. Gimnosperme (1891) ; IV. Monocotyledoni (1892).
STANDFEST (F.). — Les Ormes à l'état fossile (*Bull. Soc. belg. Géol. et Hydrolog.*, t. V, Mém., p. 109-122, Pl. V, 1891).
STAUB (M.). — Die aquitanische Flora des Zsilthales im comitate Hunyad (*Mittheil. a. d. Jahrbuch der Kgl. Ungar geolog. Anstalt.*, Bd. VII, Heft 6, p. 221-417, 3 tabl., Taf. XVIII-XLIV, 1887).
SUESS (ED.). — La face de la terre. Der Antlitz der Erde. Trad. de l'Allemand et annot. sous la direction de Emm. de Margerie (3 vol. in-8º, Paris, 1897-1918).

TERMIER, MUNIER CHALMAS, DEPÉRET, KILIAN. — Carte géologique détaillée (Feuille 187, Valence, 1898).
TORCAPEL (A.). — Géologie de la rive droite du Rhône. Étude des terrains traversés par la ligne de Nîmes à Givors (*Rev. Sc. Nat. Montpellier,* 3 sér., t. III, p. 157-186, et 463-481, 1883).
TORNABENE (FR.). — Flora fossile dell' Etna (1 vol. in-4º, 148 p., 10 Pl., Catane, 1859).
TOURNOUER. — Sur les terrains tertiaires supérieurs du bassin de Théziers (Gard) et sur le niveau géologique du *Potamides Basteroti* dans le bassin du Rhône (*B. S. G. F.*, 3, II, p. 287-307, Pl. IX, 1874).
TRABUT (L.). — Sur les variations du *Quercus Mirbeckii* Durieu en Algérie (*Rev. gén. de Botan.*, t. IV, p. 1-6, Pl. I-III, 1892).

UNGER 1. — Chloris protogæa. Beitrage zur Flora der Vorwelt (CX et 150 p., 50 Taf., Leipzig, 1847).
— 2. — Die fossile Flora von Sotzka (*Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. math. nat. Cl.*, II Bd., 67 p., 47 Taf., 1850).
— 3. — Iconographia plantarum fossilium (*Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. math. nat Cl.,* IV, Bd. 46 p., 22 Taf., 1852).
— 4. — Die fossile Flora von Gleichenberg (*Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. math. nat. Cl.*, VII Bd., p. 157-184, Taf I-VIII, 1854).
— 5. — Sylloge plantarum fossilium. (*Denkschr. K. Akad. d. Wiss. math. nat. Cl.*, Bd. XIX, I Th., 48 p., 21 Taf., 1860 ; Bd. XX, II Th., 36 p., 12 Taf., 1863 ; Bd. XXV, III Th., 76 p., 24, Taf., 1865).
— 6. — Die fossile Flora von Kumi auf der Insel Eubæa (*Denkschr. K. Akad. d. Wiss. math. nat. Cl.*, XXVII Bd., 66 p., 17 Taf., 1867).
— 7. — Die fossile Flora von Radoboj. (*Denkschr. d. Kais. Akad. d. W. math. nat. Cl.,* Bd. XXIX, 46 p., 5 Taf., 1868).

VAULX (R. DE LA) et MARTY (P.). — Nouvelles recherches sur la flore fossile des environs de Varennes (Puy-de-Dôme). Introd. géolog. par M. Ph. Glangeaud (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXXII, p. 282-300, 327-336, 351-368, Pl. XI-XIII, 1920).

VELENOVSKY (J.). — Die Flora aus den Ausgebrannten tertiaren Letten von Ursovie bei Laun (*Abhandl. d. Konigl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch.*, VI Folg., XI Bd., 56 p., 10 Taf., 1881).

VIGUIER 1. — Étude sur le pliocène de Montpellier (*B. S. G. F.*, 3, XVII, 379-423, 5 fig., Pl. IX et X, 1888-1889).

— 2. — Sur le pliocène des environs de Montpellier et sur un gisement de plantes fossiles de cet horizon (*B. S. G. F.*, 3, XIX, p. 14, 1890-1891).

— 3. — Sur l'oligocène du bassin de Narbonne et la formation des couches à végétaux d'Armissan (*Soc. d'ét. du Sc. Natur. de Béziers*, vol. XIV, 16 p., 1891).

WARD (L.) 1. — Synopsis of the Flora of the Laramie group (*U. S. Géol. Survey* Sixth ann. rep., 26, p. 399-559, Pl. XXXI-LXV, 1884-1885).

— — 2. — Types of the Laramie flora (*Bull. of the U. S. Geol. Surv.*, n° 37, 354 p., 57 Pl., 1887).

WATELET. — Description des fossiles du Bassin de Paris (264 p., 60 Pl., 1866).

WEBB (P.-B.) et BERTHELOT (S.). — Histoire naturelle des îles Canaries, t. III, 1re partie, Géographie botanique, in-4°, 181 p., 1840 ; 2e partie *Phytographia canariensis*, 4 vol. in-4°, 1836-1850.

WEBBER (C. OTT.). — Die Tertiärflora der Niederrheinischen Braunkohlen-formation (*Palæontographica*, Bd. II, 122 p., 8 pl., Cassel, 1852).

WELSCH (J.) 1. — Les lignites pliocènes de Bidart (Basses-Pyrénées) (*C. R. A. S.*, t. CLXI, p. 389, 1915).

— — 2. — Les vallées pliocènes avec lignite de Bidart, Cénitz et Chabiague (Basses-Pyrénées). Lignites, flore par Cl. et El. M. Reid (*B. S. G. F.*, 4, XV, p. 403-427, Pl. VII, 1915).

WESSEL (PH.) u. WEBER (OTT.). — Neuer Beitrag zur Tertiärflora der niedderrheinischen Braunkohlenformation (*Palæontographica*, IV Bd., 4 u. 5 Liefer., p. 1-58, Tab. I-XI, Cassel, 1856).

WIGHT (R.). — Icones plantarum Indiæ orientalis or figures of indian plants, VI vol., 2 101 Pl., Madras, 1843-1853.

WILSON (E.-H.) — A naturalist in Western China, with an introduct. by C. S. Sargent, 2 vol. in-8°, London, 1914.

WINKLER (H.). — Betulaceæ (*Das Pflanzenreich von A. Engler*, IV, 61, 150 p., 28 fig., 2 Kart., 1904).

ZEILLER 1. — Paléontologie végétale. Ouvrages publiés en 1891 (*Ann. gélo. univer.*, t. VIII, p. 114-118, 865-908 ; 1892-1893).

— 2. — Paléontologie végétale. Ouvrages publiés en 1892 (*Ann. géol. univ.*, t. IX, p. 111-116, 935-975 ; 1893-1894).

— 3. — Paléontologie végétale. Ouvrages publiés en 1893 (*Ann. géol. univ.*, t. X, p. 105-111, 861-900; 1894-1895).

— 4. — Revue des travaux de paléontologie végétale publiés dans le cours des années 1893-1896 (*Rev. gén. de Bot.*, t. IX, 1897, t. X, 1898).

— 5. — Éléments de paléobotanique (in-8, 421 p., 210 fig. text., Paris, 1900).

— 6. — Revue des travaux de paléontologie végétale publiés dans le cours des années 1897-1900 (*Rev. gén. de Bot.*, 88 p., t. XIV, 1902, et t. XV, 1903).

— 7. — Les végétaux fossiles et leurs enchaînements. Confér. faite à Fribourg, en Suisse, le 15 décembre 1906 (*Revue du mois*, t. III, p. 129-149, 1907).

— 8. — Revue des travaux de paléontologie végétale publiés dans le cours des années 1901-1906 (*Rev. gén. de Bot.*, 112 p., t. XX, 1908, et t. XXI, 1909).

Zeiller 9. — Les problèmes et les méthodes de la Paléobotanique (*Revue du mois*, t. VI, p. 641-648, 1909).

— 10. — La Paléobotanique, 24 p., 3 ill. Extr. de *la Science française*, t. I, p. 265-288, Paris, 1915).

Zittel (K.-A.). — Traité de Paléontologie. Partie II. Paléophytologie, par Schimper et Schenk. Trad. franç. par Ch. Barrois, Paris, Munich, Leipzig, 950 p. et 432 fig., 1891).

Zwanziger (G.-A.). — Beiträge zur Miocänflora von Liescha (*Jahrb. des. nat. hist. Museums*, XIII, 110 p., 28 Taf., Wien, 1878).

ABRÉVIATIONS

B. S. B. F. : *Bulletin de la Société Botanique de France.*
B. S. G. F. : *Bulletin de la Société Géologique de France.*
C. R. : *Comptes Rendus.*
C. R. A. S. : *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences.*
A. F. A. S. : *Association française pour l'Avancement des Sciences.*
K. L. C. D. Akad. : *Kaiserl. Leopoldinisch-Carolinische Deutsche Akademie.*

HISTORIQUE

L'abbé Berthon (1) attira dès 1850 l'attention des paléobotanistes sur les empreintes végétales des terrains pliocènes des environs de Théziers. Les explorations entreprises d'après ses indications par de Saporta et Marion (2) leur permirent de déterminer en 1873 une douzaine de plantes recueillies à Vacquières dans la zone à *Potamides Basteroti* :

Osmunda bilinica Sap. et Mar., *Glyptostrobus europæus* Heer, *Arundo ægyptia antiqua* Sap. et Mar., *Smilax grandifolia* Ung., *Alnus stenophylla* Sap. et Mar., *Ficus* ?, *Laurus* ou *Persea, Viburnu massimile* Sap. et Mar., *Viburnum palæomorphum* Sap. et Mar., *Acer triangulilobum* Gœpp., *Coriaria lanceolata* Sap. et Mar., *Celastrus gardonensis* Sap. et Mar.

A la suite des recherches de Saporta et Marion, la végétation pliocène de la vallée du Rhône ne donna lieu, jusqu'aux études de l'abbé Boulay, qu'à des observations de peu d'importance.

E. Dumas, dans sa statistique du département du Gard, parue en 1876, signale des bois silicifiés à Nîmes et à Saint-Laurent-des-Arbres, des empreintes de feuilles dans les marnes de Fournès, de Tresques, de Meynes, dans les grès de Saint-Gilles.

Au cours de ses études sur les terrains tertiaires de la vallée du Rhône, Fontannes fait remarquer plusieurs fois la fréquence des débris végétaux dans les couches pliocènes. En 1884 (3), il signale des empreintes nombreuses mais malheureusement indéterminables entre Chusclan et Bagnols dans

(1) Berthon 1 et 2.
(2) Saporta et Marion 2.
(3) Fontannes 12, p. 450 ; 14, p. 433 et p. 435 en note. Cf. G. de Saporta, *Orig. des arbres*, p. 202, f. 22[1], feuille de *Platanus aceroides* de Saint-Marcel.

les couches à *Potamides Basteroti* de la vallée de la Cèze. La même année, il soumet à l'examen de Saporta une série d'empreintes trouvées dans les marnes à *Brissopsis* d'Eurre. Quatre espèces y sont reconnues : *Berchemia multinervis* Heer, *Sequoia Langsdorfii* Heer, *Quercus mediterranea* Ung., *Platanus aceroides* Gœpp. Cette dernière espèce est recueillie aussi à Théziers, Bagnols et Saint-Marcel-d'Ardèche. Une autre série d'empreintes provenant des marnes pliocènes des environs de Nyons contient : une grande feuille de Monocotylédone, probablement *Typha latissima* Brngt, *Alnus* (type d'*A. cordifolia* Ten.), une feuille qui ressemble à un Bouleau, un ou deux *Vaccinium*, deux folioles de Légumineuses.

M. Depéret (4), en 1885, dans les sables à *Mastodon arvernensis* du Roussillon, trouve *Bambusa* sp., *Alnus* cf. *A occidentalis* Rér., *Acer* sp.

A partir de 1886, l'abbé Boulay poursuit durant de longues années ses recherches sur la flore fossile des environs de Théziers. Dès 1890 (5), il est à même de publier un mémoire qui marque un progrès considérable pour la connaissance de la flore pliocène du Sud-Est. Il signale :

Osmunda bilinica Sap. et Mar., *Glyptostrobus europæus* Heer, *Phragmites œningensis* A. Br., *Smilax Targionii* Gaud., *Smilax grandifolia* Ung., *Alnus acutidens* N. Boul., *Alnus stenophylla* Sap. et Mar., *Alnus occidentalis* Rér., *Populus alba* L., *Populus flaccida* N. Boul., *Carpinus grandis* Ung., *Fagus pliocenica* Sap., *Castanea atavia* Ung., *Liquidambar europæum* A. Br., *Platanus aceroides* Heer., *Zelkova crenata* Sp., *Sassafras Ferrettianum* Mass., *Laurus nobilis* L., *Laurus canariensis* Webb., *Oreodaphne Heeri* Gaud., *Pterocarya*, *Nerium oleander* L., *Fraxinus Ornus* L., *Phillyrea media* L., *Phillyrea lanceolata* N. Boul., *Phillyrea latifolia* L., *Ilex canariensis* Poir., *Viburnum palæomorphum* Sap et Mar., *Viburnum assimile* Sap et Mar., *Viburnum Cazioti* N. Boul., *Trapa silesiaca* Gœpp., *Cassia lignitum* Ung., *Celastrus gardonensis* Sap. et Mar., *Coriaria lanceolata* Sap et Mar., *Acer creticum* Sp., *Acer pyrenaicum* Rér., *Acer Nicolai* N. Boul.,

(4) Depéret 1 et 2.
(5) Boulay 4.

Acer opulifolium Vill., *Tilia crenata* N. Boul., *Liriodendron Procaccinii* Ung., *Quercus pseudosuber* Desf., *Quercus drymeia* Ung., *Quercus Ilex* L., *Quercus coccifera* L., *Pirus canescens* Sp.

A ce mémoire sur la flore de Théziers, s'ajoute la même année un article général (6) sur la flore pliocène de la vallée du Rhône où sont mentionnées quelques espèces nouvelles : *Salix denticulata* Heer, *Quercus sessiliflora*?, *Quercus mediterranea* Ung., *Aegiceras*?, *Myrica Parlatorii* Mass., *Persea indica* L., *Diospyros anceps* Heer, *Ilex balearica* Desf., *Cornus mas* L., *Berchemia multinervis* Heer, *Sapindus* sp., *Dodonaea* sp., *Zanthoxylon juglandinum* Heer, *Pterospermum tiliæfolium* Sap.

Vers la même époque, des empreintes charbonneuses, découvertes par Viguier (7) dans les couches à *Potamides Basteroti* des environs de Montpellier, sont soumises à l'examen de l'abbé Boulay ; il reconnaît les formes suivantes : *Liquidambar europæum* A. Br., *Zelkova crenata* sp., *Populus alba* L., *Quercus Lamottei* Sap.? *Carpinus*, *Juglans*.

En 1891, l'abbé Boulay trouve dans les marnes à *Nassa semistriata* de Bagnols un Palmier, *Sabal hæringiana* Sch. *pliocenica* N. Boul., qu'il décrit en même temps que la flore pliocène du Mont-Dore (8). Il importe de souligner, à la fin de ce dernier travail, la liste importante des espèces qu'il a pu dès lors reconnaître dans les marnes plaisanciennes de Saint-Marcel-d'Ardèche :

Woodwardia radicans Sap et Mar., *Sequoia Langsdorfii* Brngt, *Glyptostrobus europæus* Heer, *Phragmites œningensis* H., *Alnus acutidens* N. Boul., *Populus alba* L., *Populus leucophylla* Ung., *Salix, Quercus* groupe des *Q. sessiliflora* et *lusitanica, Quercus montebambolina* Gaud., *Quercus Capellinii* Gaud., *Quercus Scillana* Gaud., *Quercus Gmelini* Gaud., *Quercus mediterranea* Ung., *Quercus neriifolia* Heer, *Castanea atavia* Ung., *Fagus*, *Platanus aceroides* Heer, *Oreodaphne Heeri* Gaud., *Cinnamomum polymorphum* Heer, *Laurus canariensis* L., *Laurus Lalages* ou *Swoszowiciana, Persea Braunii*

(6) Boulay 5.
(7) Viguier 1 et 2.
(8) Boulay 6, p. 99-103, Pl. A. et B.

Heer, *Sassafras Ferrettianum* Mass., *Ficus* ?, *Ulmus* ?, *Zelkova crenata* sp., *Diospyros protolotus* Sap. et Mar., *Berchemia* (*B. lanceolat* N. Boul.), *Zanthoxylon juglandinum* Heer, *Zanthoxylon serratum* Heer, *Pterospermum tiliæfolium* Sap., *Acer pyrenaicum* Rér., *Cocculus latifolius* Sap. et Mar.

Depuis la mort de l'abbé Boulay (1905), nous avons à plusieurs reprises attiré l'attention des paléobotanistes sur la flore de Saint-Marcel (9).

Dans le présent travail, — interrompu par la guerre de 1914 à 1919, — nous donnons une revision générale des documents recueillis dans les divers gisements pliocènes de la vallée du Rhône par notre regretté maître. Une revision critique des espèces publiées nous a paru nécessaire. Nous l'avons faite en poussant le plus loin possible l'analyse morphologique des empreintes et surtout la comparaison avec les formes actuelles.

L'abondance des matériaux dont nous avons pu disposer nous a permis de figurer quelques espèces de Théziers qui ne l'avaient pas été ou qui n'étaient connues que par des fragments très incomplets.

Par contre, le gisement de Saint-Marcel, de beaucoup le plus important par le nombre, la variété et la qualité des empreintes recueillies de 1890 à 1920 et qui font partie des collections Boulay, n'a jamais fait l'objet d'une étude détaillée (10). Nous nous sommes attaché à en donner ici une monographie qui, s'ajoutant aux éléments déjà connus, nous a permis d'esquisser le tableau d'ensemble de la végétation forestière dans la vallée du Rhône à l'époque pliocène.

(9) Depape 1-3.

(10) Nous tenons à donner ici un témoignage de reconnaissance à M. Joseph Estassy pour le zèle qu'il a mis durant plus de vingt ans à envoyer à l'abbé Boulay, puis à nous-même, les empreintes recueillies dans son exploitation d'argile à Saint-Marcel.

CHAPITRE PREMIER

LA VALLÉE DU RHÔNE A L'ÉPOQUE PLIOCÈNE

Des travaux nombreux et importants ont fait connaître la stratigraphie et la faune des terrains pliocènes de la vallée du Rhône (1). Il nous suffira de rappeler sommairement les données acquises sur l'histoire du golfe pliocène de la vallée du Rhône, sur les divers facies qui s'y sont succédé et d'y situer exactement les gisements à empreintes végétales.

§ I. — Plaisancien.

1. — Le golfe plaisancien.

(Fig 1.)

Le début de l'époque plaisancienne est marqué par une transgression marine qui amène les eaux de la Méditerranée jusqu'aux portes de Lyon (2). Elles pénètrent en une sorte de long fjord étroit « suivant un trajet remarquablement identique à celui du Rhône actuel (3) ». Le thalweg marin principal remontait jusqu'à la Loire, à une vingtaine de kilomètres au sud de Lyon, tandis que des bras latéraux étroits pénétraient plus ou moins loin dans la plupart des vallées des affluents actuels, tels que la Galaure, l'Isère, la Drôme, l'Eygues, la Durance, sur la rive gauche ; la Doux, l'Érieux, l'Ardèche, la Cèze, le Gardon, sur la rive droite.

Plusieurs îles émergeaient à l'intérieur du golfe plaisancien, accompagnées de hauts fonds et de récifs, tandis que les ri-

(1) M. Joleaud en a résumé et complété les résultats dans sa *Description des terrains néogènes de la plaine du Comtat et de ses abords*.

(2) Cf. Fontannes 11 ; Boulay 5 ; Depéret 6 ; Suess.

(3) Depéret 6, *Hist. vall. Rhône*, p. 445.

vages étaient constitués tantôt par des falaises abruptes, calcaires ou granitiques, tantôt par des plages qui s'élevaient en pentes plus douces vers les sommets des Alpes à l'est, du Massif Central à l'ouest.

Alors que, sur la rive droite, le niveau du rivage (4) se maintient à peu près constamment à l'altitude de 170-185 mètres, sur la rive gauche les dépôts littoraux du plaisancien ont été relevés à des hauteurs variables (330 mètres à Eurre, 300 mètres à Nyons), sous l'influence de mouvements orogéniques survenus dans les Alpes, mouvements qui ont contribué à refouler la mer, à vider le bassin maritime du Rhône, « à la façon d'une cuvette que l'on relève par l'un de ses bords (5) ».

2. — Sédiments plaisanciens, étude générale.

Le plaisancien de la vallée du Rhône est remarquable par la variété des facies synchroniques ou presque synchroniques qu'il présente. On peut en observer une série complète dans les environs de Théziers (6).

1. Cailloux roulés.
2. Marnes à Congéries.
3. Marnes à *Ostrea cochlear*.
4. Argiles à *Amussium* et *débris végétaux.*

Les argiles à *Amussium* sont remplacées à La Chapelle-Saint-Amand par des argiles sableuses à *Cerithium vulgatum* et galets à Lithodomes, à Aramon par des argiles à Brachiopodes et Polypiers.

1° Les lits à cailloux roulés correspondent au retour de la mer dans la vallée pontienne.

2° Les marnes à Congéries ont été déposées dans les estuaires. Remarquables par leur faune à affinités caspiennes (*Congeria*, *Melanopsis*, *Melania*, *Hydrobia*), elles se rencontrent aussi à Saint-Marcel, Saint-Alexandre (Ardèche),

(4) Depéret 10 et 11.

(5) Boulay 5, *Fl. plioc. v. Rhône*, p. 12.

(6) Cf. Berthon 1 et 2; Saporta et Mar. 2, *Pl. foss. Vacq.*, p. 272 ; Boulay 4, *Fl. Théz.*, p. 13; Depéret 3, *Plioc. de Théz.*, p. 274 ; Joleaud 1, *Géol. Comtat*, p. 6.

Meynes (Gard) et jusque dans la province de Barcelone (vallée du Llobregat).

3º Les marnes à *Ostrea cochlear*, déposées au début du plai-



Fig. 1.

sancien dans la zone marine peu profonde et à une petite distance des estuaires, en transgression sur les marnes à Congéries, forment un niveau assez constant à la base du plaisancien du Rhône.

4° Les argiles à *Cerithium vulgatum* (7) et galets de rivages à Lithodomes sont très fossilifères près de La Chapelle-Saint-Amand, au nord de Théziers (8). A côté des Lamellibranches lithophages, les Mollusques les plus fréquents sont des Gastéropodes, habitants des côtes rocheuses. Le même facies à *Cerithium* se rencontre à Tresques, Saint-Alexandre, Saint-Laurent-de-Carnols, Saint-Laurent-du-Pape, Eurre, etc...

5° Les argiles à Brachiopodes et Polypiers s'observent auprès des anciennes falaises d'Aramon, de Beaucaire, de Roquemaure. Elles contiennent en plus des Brachiopodes, des Polypiers isolés, — des Bryozoaires, et d'autres formes de la zone corallienne (entre 100 et 500 mètres), *Chama*, *Pleurotoma*, *Pecten pesfelis*, — avec de nombreuses variations locales et des associations de fossiles plus ou moins littoraux.

6° Les argiles grises, bleuâtres, à *Amussium*, sont le plus puissant des facies plaisanciens de la vallée du Rhône. On en trouve de nombreux affleurements, — dus à l'érosion ou aux travaux publics, — depuis l'Isère jusque dans les Bouches-du-Rhône. Signalons Eurre, Allex, Saint-Marcel-de-Crussol, Nyons, Le Bouchet, Saint-Marcel-d'Ardèche, Saint-Alexandre, Bagnols, Saint-Geniès-de-Comolas, etc...

3. — Étude particulière des argiles plaisanciennes a Amussium.

A. — Caractères pétrographiques.

Les caractères pétrographiques de l'argile à *Amussium* sont absolument constants (9). C'est une marne argileuse, grise, compacte, jaunâtre ou blanchâtre, par altération, près du sommet, où elle devient de plus en plus sableuse. Elle présente une épaisseur, assez variable, qui parfois dépasse plus de 100 mètres, d'après les sondages exécutés en divers points de la vallée du Rhône (10).

(7) Cf. Fontannes 1-16, pour les divers facies.
(8) Depéret 3, *Plioc. de Théziers*, p. 278.
(9) Fontannes 11, *Extens. mer plioc.*, p. 131.
(10) Torcapel, *Géol. riv. dr. du Rhône*, p. 174 ; Fontannes 10, *Sondages Isère...*, p. 75, 76, 81.

B. — Faune.

La faune des argiles à *Amussium* est moins variée que celle des argiles à *Cerithium* (11). Les fossiles se rencontrent disséminés, isolés le plus souvent. Ce sont des Poissons ; des Mollusques : *Amussium cristatum*, *A. Defilippi* Stopp (*Pecten comitatus* Font.), *Arca diluvii* Lam., *Corbula gibba* Olivi., *Venus islandicoides* Lam., *Nassa semistriata* Broc., *Turri-*

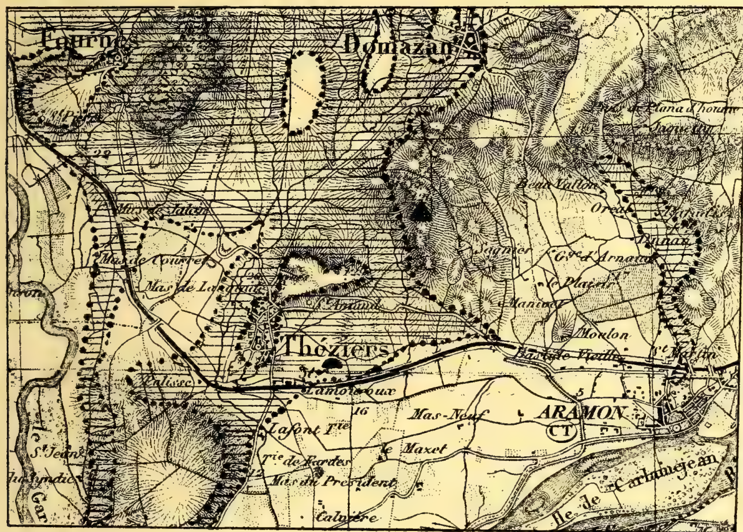


Fig. 2. — Environs de Théziers (Gard) : ≣ plaisancien (d'après la carte géologique, feuille d'Avignon) ; ▲ Mouré-Pluma, sommet de la colline de Vacquières ; ☗ tuilerie près de la station de Théziers.

tella subangulata Broc., *Dentalium sexangulum* Gmel., — des Crustacés : *Axia Fontannesi* Miln.-Edw. ; des Oursins : *Brissopsis* aff. *crescentinus* Wright....

C. — Flore.

A cette faune marine très caractéristique et très homogène est associée une flore remarquable, dont les éléments amenés des hauteurs voisines (12), par les eaux courantes ou même

(11) Joleaud 1, *Géol. Comtat*, p. 77.

(12) Pour le transport des débris de plantes à une grande distance dans la mer, cf. Nathorst 3, *Val. flor. foss. arct.*, p. 745.

par le vent, se sont déposés sur le fond des vallées sous-marines en même temps que les sédiments argilo-marneux. Ceux-ci, grâce aux nombreuses exploitations où il a été possible de remarquer et de recueillir les empreintes, constituent le principal niveau à végétaux de l'époque plaisancienne. Les gisements les plus importants sont ceux de Théziers (Gard), Saint-Marcel-d'Ardèche, Bagnols-sur-Cèze (Gard) et Eurre



Fig. 3. — Environs de Saint-Marcel-d'Ardèche. ▮ affleurements des marnes plaisanciennes (d'après la carte géologique au 80 000e, feuille d'Orange).

(Drôme). Dans toutes ces localités, les exploitations n'atteignent que la partie supérieure, et sur une faible épaisseur seulement, des couches plaisanciennes. D'après les données stratigraphiques, la flore recueillie se place donc certainement à un niveau déjà élevé dans la série pliocène, dans le plaisancien supérieur (13).

(13) Cf. Boulay, *Introd. Fl. Mont-Dore*, p. 1 : « Les gisements (de la vallée du Rhône) se rangent sur l'échelle stratigraphique à un niveau parfaitement précis, indiscutable, en sorte que la flore des marnes à *Nassa semistriata* (argiles à *Amussium* Joleaud) est appelée à devenir pour l'étude des flores plus anciennes ou plus récentes un terme de comparaison, un point de repère des plus précieux. »

Théziers (fig. 2, dans le texte). — La colline mollassique sur laquelle est bâti le village de Théziers occupe le centre d'un bassin de sédimentation marneuse qui, à l'époque plaisancienne, était limité au nord et à l'est par les hauteurs qui vont de la forêt de Valmont à Nîmes; à l'est, s'élevaient les falaises ou plutôt les hauts fonds de Beaucaire, de la Montagnette et des Angles ; au centre, les rochers de Théziers, du Castelas, de Montfrin.

Ce sont les marnes de la tuilerie située près de la gare de

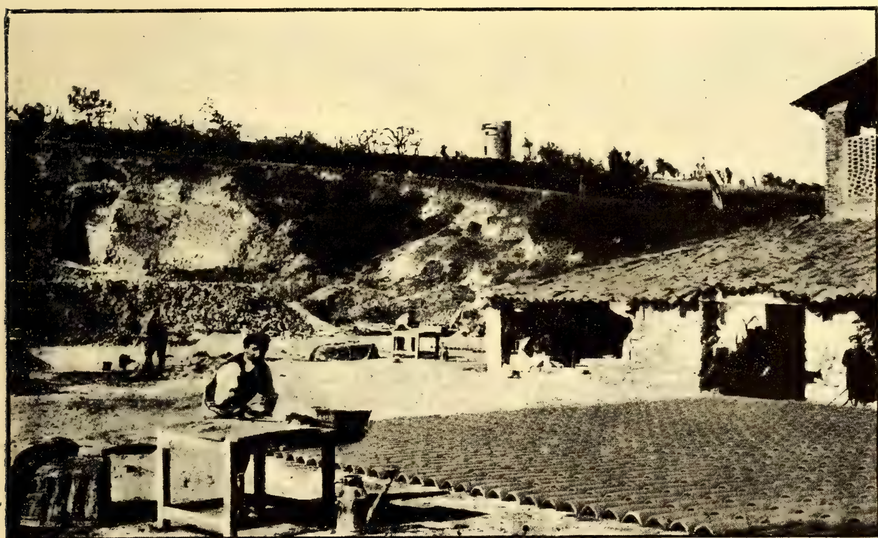


Fig. 4. — Exploitation des marnes plaisanciennes et tuilerie de Saint-Marcel-d'Ardèche.

Théziers qui ont fourni à l'abbé Boulay les meilleures empreintes de son travail publié en 1890. L'exploitation des bancs marneux se poursuit actuellement sur une épaisseur d'une dizaine de mètres.

Saint-Marcel-d'Ardèche (fig. 3 et 4 dans le texte). — Saint-Marcel est situé sur la rive droite du Rhône, à 2 kilomètres du fleuve, à 7 kilomètres au nord du confluent de l'Ardèche et du Rhône. Les collines crétacées au pied desquelles coule le Rhône depuis le Pouzin s'écartent un peu au sud de Bourg-Saint-Andéol et circonscrivent une plaine d'alluvions, ancien emplacement d'une baie pliocène. Au flanc des coteaux qui délimitent au nord cette dépression affleure une bande étroite

de marnes plaisanciennes, d'où proviennent la plus grande partie des espèces décrites dans ce travail. Le principal gisement fossilifère est situé au nord du village, à quelques centaines de mètres de l'église, au pied de la chapelle Saint-Joseph.

Bagnols-sur-Cèze (fig. 5 dans le texte). — La Cèze coule actuellement entre deux lignes de hauteurs dont la plus remarquable est couronnée au nord-est par le bois de Gicon



Fig. 5. — Environs de Bagnols-sur-Cèze (Gard) : ▮ plaisancien (d'après la carte géologique, feuille d'Orange).

et se termine près du confluent de la Cèze et du Rhône par la Dent de Marcoule. Les eaux de la mer plaisancienne ont envahi jusqu'à Saint-André-de-Roquepertuis l'étroite vallée où les marnes à *Amussium* et *Nassa semistriata* affleurent au nord de la rivière suivant une bande étroite, de Saint-Gervais aux environs de Chusclan (14).

Eurre. — Les marnes plaisanciennes affleurent sur les versants de la vallée de la Drôme comme sur les flancs de la

(14) Cf. Fontannes 12, *Sables à « Potamides Basteroti »*, vallée de la Cèze, p. 451 ; Boulay 6, *Fl. Mont-Dore*, p. 99.

vallée de la Cèze. Un des lambeaux les plus importants de ces dépôts de l'ancien bassin maritime de Crest est conservé au nord-ouest d'Eurre et est raviné par le Meydarie (15). En 1911, nous avons recueilli quelques empreintes dans une argilière située sur la rive droite de ce ruisseau, près du village des Videaux (fig. 5 *bis*).

Conditions de dépôt et de conservation des végétaux dans les marnes plaisanciennes. — Les conditions de dépôt et de conservation sont identiques pour les empreintes végétales recueillies dans les marnes de Théziers, Saint-Marcel, Bagnols et Eurre.



Fig. 5 *bis*. — Environs d'Eurre (Drôme) : plaisancien (d'après la carte géologique, feuille de Privas).

Les surfaces de contact des lits marneux montrent souvent de menus débris d'écorces, de feuilles, de brindilles ; ces débris sont presque toujours méconnaissables et semblent avoir été amenés lors des crues des rivières. D'autres spécimens sont disséminés dans l'épaisseur des bancs marneux. Les feuilles paraissent alors s'être déposées tranquillement et en petit nombre, après un flottage plus ou moins prolongé, ce qui explique que leur état de conservation soit très variable. Dans les meilleurs échantillons, les tissus de la feuille sont remplacés par un oxyde de fer qui donne une empreinte en relief et d'une belle couleur jaune ou brune, tranchant sur la teinte pâle de la roche. Le réseau des nervures est parfois conservé avec une perfection remarquable, et les moindres veinules sont visibles, surtout si, comme à Saint-Marcel, la roche encaissante peu sableuse est d'un grain très fin.

(15) Cf. Fontannes 7 et 14, Boule, Depéret, Haug et Kilian 1 et 2.

Toutefois, même parmi les feuilles provenant des bancs marneux, la macération a souvent fait disparaître une partie des tissus, la marge du limbe, et rendu la nervation presque indiscernable ; d'autres sont réduites à une pellicule charbonneuse très fragile, qui rapidement s'effrite à l'air ; ces dernières sont presque toujours indéterminables (16).

§ II. — Astien.

Pendant la période astienne, les eaux marines se retirent graduellement de la vallée du Rhône et en même temps s'établit le réseau hydrographique, qui n'a subi depuis lors que des modifications secondaires.

1. — Le golfe et les lagunes de l'époque astienne.

Le golfe astien est resserré dans un couloir sinueux entre le Vivarais, les hauteurs de Pont-Saint-Esprit, le massif d'Uchaux, le Lampourdier, le plateau de Villeneuve, la Montagnette, les hauteurs de Comps et les garrigues de Nîmes à l'ouest, — les montagnes du Vaison, de Gigondas à l'est (17).

La mer pliocène s'est retirée par à-coups (18), comme l'indiquent à divers niveaux de la falaise néocomienne de Roquemaure des excavations creusées par les vagues et aux parois perforées par les lithophages. En se retirant, la mer laisse des étangs (19), — tel celui de la région de Théziers-Roquemaure, — autour desquels la végétation se développe et où des lits tourbeux alternent avec des lits d'argile. Ces dernières conditions de recul des rivages pliocènes ressemblent à celles qui se poursuivent depuis les temps historiques pour les nombreux étangs côtiers du golfe de Lyon (20).

2. — Les sédiments astiens.

La colline de Vacquières, située au nord-est de Théziers, présente une série depuis longtemps connue de sédiments

(16) Cf. Boulay 4, *Fl. Théz.*, p. 13 ; et 5, *Fl. pl. Rhône*, p. 12.
(17) Joleaud 1, *Géol. Comtat,* p. 80.
(18) Caziot 2-4.
(19) Caziot, *loc. cit.* ; Durand, *Plioc. Saint-Laurent.*
(20) Lenthéric, *Villes mortes du golfe de Lyon*, p. 150, 174, 178, 396, 435.

saumâtres ou d'eau douce superposés aux marnes à *Nassa semistriata* et *Amussium*. Une série parallèle à celle de Vacquières s'observe, avec des variations locales, au sud de Bagnols-sur-Cèze, dans la région de Saint-Geniès-de-Comolas et de Saint-Laurent-des-Arbres (21).

SICILIEN.

Cailloux calcaires, quartzites alpins.

ASTIEN.	**Vacquières.**	**St-Genies et St-Laurent.**
Supérieur :	Sables jaunes, lits gréseux intercalés, stratification oblique ; régime fluviatile.	Sables jaunes de St-Laurent à *Mastodon arvernensis*.
Inférieur :	Banc gréseux, débris de *Balanus*.	Argile à *Unio*, *Anodonta*, faune d'eau douce.
	Marnes à faune saumâtre, *Potamides Basteroti* (2e niveau), *Congeria sub-Basteroti*, et fossiles d'eau douce : *Unio*, *Planorbis*... Végétaux.	Marnes ligniteuses ou tourbeuses grisâtres à *Limnaea*, *Planorbis*, *Bythinia*, faune d'eau douce.
	Sables jaunâtres à débris roulés de *Balanus*, *Ostrea*.	
	Marnes gypsifères à *Potamides Basteroti* (1er niveau), *Auricula*, *Scrobicularia*, faune saumâtre.	Marnes jaunâtres à *Potamides Basteroti*, *Melanopsis*, faune saumâtre.

PLAISANCIEN.

Marnes marines à *Amussium*, *Nassa*, *Cerithium*.

A. — Astien inférieur.

a. *Dépôts marins.*

Des dépôts franchement marins s'observent à Pujaut, Bédarrides, dans le couloir où la mer est resserrée à l'époque astienne (Sables et grès à *Pecten scabrellus*).

b. *Dépôts à Potamides Basteroti : Niveau à végétaux.*

Sur une très grande étendue de l'ancien golfe plaisancien, aux marnes marines font suite des dépôts de plus en plus saumâtres. Tantôt marneux, tantôt sableux, ils se retrouvent au

(21) Cf. BERTHON 1 et 2 ; SAPORTA et MARION 2 ; BOULAY 4 ; DEPÉRET 3 ; CAZIOT 1-3 ; DURAND ; JOLEAUD 1.

nord-est de Théziers, à Domazan, Saze, Saint-Laurent, Saint-Geniès ; sur l'autre rive du Rhône à Visan ; au sud-ouest à Montpellier, et plus loin dans la vallée de l'Orb, de l'Hérault, et jusqu'en Espagne, dans la vallée du Llobregat.

Le fossile le plus important de ces dépôts saumâtres est *Potamides Basteroti.* Associé à des *Scrobicularia*, *Auricula*, il caractérise les dépôts constitués dans le voisinage de l'embouchure des rivières et dans les lagunes saumâtres. Des débris de coquilles marines : *Balanus*, *Ostrea*, *Pecten* sont apportés par les flots, tandis que les eaux fluviatiles amènent des *Unio*, *Limnæa*, et que la proximité du continent se manifeste par l'abondance des débris végétaux.

Les empreintes de nos collections proviennent des grès de Domazan et des couches à *Potamides* de Vacquières. L'abbé Boulay en a précisé minutieusement les conditions de gisement dans sa flore de Théziers (Pl. I, p. 16 et sq.), en s'appuyant sur la présence d'un banc gréseux qui partage la colline en deux étages bien distincts.

c. *Conditions de dépôt et de conservation des végétaux.*

Les conditions dans lesquelles se sont déposés les débris végétaux ont été peu favorables à leur bonne conservation, soit qu'ils aient été charriés par les eaux fluviatiles, soit qu'ils se soient rapidement décomposés et plus ou moins carbonisés sur place. Plus que pour les feuilles des marnes plaisanciennes, le flottage, la macération ont détruit les tissus et altéré les contours. D'ailleurs, les Monocotylédones aquatiques qui en constituent la plus grande part se prêtent à la fossilisation moins bien que les Dicotylédones ligneuses aux feuilles plus coriaces et plus résistantes. Enfin la perméabilité de certaines couches gréseuses et sableuses a permis aux eaux d'infiltration d'agir sur les restes organiques et d'en faire disparaître une grande partie.

B. — Astien supérieur.

Au-dessus des couches à *Potamides Basteroti* se placent des sables fluviatiles, à Vacquières, à Saint-Laurent-des-Arbres. Dans ce dernier gisement, ces sables ont fourni toute une

faune de Mammifères (*Mastodon arvernensis*, *Rhinoceros leptorhinus*, *Sus arvernensis*, *Tapirus arvernensis*, *Palæoryx Cordieri*) identique à celle de Perpignan, Montpellier, Trévoux et qui contribue à préciser l'âge des gisements à végétaux (22).

§ III. — Sicilien.

Les sables de l'astien supérieur sont recouverts à Vacquières et dans les autres gisements d'un revêtement d'alluvions, cailloutis et conglomérats: dépôts fluviatiles et torrentiels qui ont caractérisé la fin du pliocène dans la vallée du Rhône, comme en Italie, en Espagne, en Algérie et qui ont été plus ou moins morcelés par les érosions ultérieures (23). Ces formations du sicilien, longtemps rattachées au pliocène, sont aujourd'hui considérées par beaucoup d'auteurs comme ayant inauguré la période quaternaire (24).

(22) Durand, *Plioc. Saint-Laur.* ; Depéret 4, *Success. faunes plioc.*, p. 524 ; Roman, *Rech. sur le Bas-Languedoc*, p. 241 et sq.; Haug, *Traité de géologie*, p. 1713.

(23) Cf. Fontannes 12, *Sabl. à Potam. Bast. v. de la Cèze*, p. 451 ; Joleaud 1, *Géol. Comtat*, p. 86, 92 ; Gignoux, *Form. plioc. Italie, Sicile*, p. 22.

(24) Haug, *Traité de géologie*, p. 1766-1776.

CHAPITRE II

DESCRIPTION RAISONNÉE DES ESPÈCES

Remarques préliminaires.

La méthode que nous avons adoptée dans ce travail est celle que M. Laurent a exposée et appliquée dans ses études sur les flores tertiaires (1). Les principes de cette méthode ont été précisés dans un article général de *Progressus rei botanicæ* (2), et nous en trouvons un court résumé dans les *Recherches paléophytologiques* de Lauby (3).

Le nombre des échantillons s'élève à plusieurs milliers; les graines et les fruits sont rares ; la majorité de nos empreintes sont des feuilles. Nous ne nous sommes pas contenté de noter la forme générale, les nervures principales ; nous avons, dans la mesure du possible, et en nous servant habituellement du microscope binoculaire, passé en revue tous les caractères morphologiques qui contribuent à donner à chaque espèce sa physionomie propre :

Limbe, forme, dimensions, marge, consistance.

Nervures: primaires, type palmé, penné ; — *secondaires:* nombre, disposition à la base et le long des primaires, angle d'émergence, terminaison à la marge (camptodromes, craspédodromes) ; — réseau *tertiaire* ; — réseau *ultime.*

L'analyse minutieuse des caractères morphologiques, — complétée parfois par l'étude de quelques caractères anatomiques (stomates, organes sécréteurs), — nous a permis de grouper nos empreintes en séries parfois très nombreuses, que nous avons comparées ensuite à des séries de feuilles actuelles.

Les termes de comparaison nous ont été fournis par l'her-

(1) Laurent 1-10.
(2) Laurent 4, *Progr. paléob. angiosp.*
(3) Lauby 2, p. 62. ; cf. Zeiller, *Paléobotanique*, p. 301-306.

bier paléontologique de l'abbé Boulay, enrichi par des lots importants provenant de l'Arboretum des Barres, des Jardins Botaniques de Paris, Montpellier, Lyon, Toulouse, par des envois de M. Faucheux de Pondichéry. Nous avons consulté aussi les herbiers du Muséum remarquables par l'abondance et la variété des échantillons provenant des stations les plus diverses.

Après avoir établi les relations de nos empreintes fossiles avec les espèces actuelles, relations si étroites que souvent il est difficile de distinguer les unes d'avec les autres (4) et que le même nom doit être appliqué aux unes et aux autres, nous avons établi la comparaison avec les formes déjà décrites d'autres gisements contemporains ou plus anciens, particulièrement du Massif Central, du Sud-Est de la France, de l'Europe centrale.

CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Filicinées.

Genre Woodwardia.

Woodwardia radicans Cav.

(Pl. I, f. 1-3.)

1° *Description.* — Deux fragments de pennes aux lobes obtus ou atténués en pointe, séparés par des sinus étroits. De part et d'autre de la nervure principale de la penne, comme aussi de la nervure médiane des lobes, les nervules dessinent des mailles allongées. Dans chaque pinnule, à partir de ces mailles, les nervules s'anastomosent en un réseau polygonal d'où elles se dirigent ensuite séparément et librement jusqu'au bord du limbe.

2° Les *Woodwardia* actuels. — Actuellement on peut distinguer deux groupes dans le genre *Woodwardia* (*1*). Le premier est caractérisé par la présence d'une ou plusieurs séries de mailles polygonales, en dehors des mailles allongées qui

(4) Cf. Gaudin, *IV*e *Mém.*, p. 7 ; Saporta 9, *Car. végét. plioc.*, p. 228 ; Laurent 4, *Progress.*, p. 330.

bordent les nervures médianes. Il comprend *W. radicans* Cav., qui habite — en stations disjointes — le Mexique, le Guatémala, les îles Madères et Canaries, l'Espagne, l'Italie, la Sicile, le nord de l'Inde, l'île Java, et *W. orientalis* Hort., que divers auteurs rattachent à l'espèce précédente et qui habite l'Extrême-Orient (Japon, Formose). L'autre groupe comprend *W. virginica* Smith (Canada, États-Unis) et *W. japonica* Swartz, et se distingue par l'absence de mailles polygonales. L'échantillon de Saint-Marcel se place dans la première série.

3° Le genre *Woodwardia* est bien représenté dans les flores tertiaires de l'Europe. Signalons particulièrement les belles empreintes miocènes de la Suisse (*2*), d'Ursovie (Bohême) (*3*), de Radoboj (Croatie) (*4*), considérées par Heer, Velenovsky et Unger comme voisines de *W. radicans*. De celui-ci le pliocène de Meximieux a livré de beaux spécimens fructifiés (*5*).

Bibliographie. — *1.* Hooker, *Sp. Filic.*, III, p. 67. — Hooker a. Baker, *Syn. Filic.*, p. 188. — Ettingshausen 6, *Farnkr. d. Jetzv.*, Pl. LXXII, f. 7, 9. — Christ, *Farnkr. d. Erd.*, p. 186, et *Geogr. d. Farnkr.*, p. 62 et p. 65, f. 33.

2. Heer 1, *Fl. t. helv.*, I, p. 29, Taf. V, VI, f. 1. ; *Woodwardia rœsneriana* Heer.

3. Velenovsky, *Fl. Ursov.*, P. 11, Taf. I, f. 1-8.

4. Unger 1, *Chl. prot.*, p. 123, Taf. XXXVII, f. 4.

5. Saporta et Marion 3, *Fl. Mexim.*, p. 85, Pl. XXII, f. 1-4. — Cf. Zittel, *Paléophyt.*, p. 96.

Genre Osmunda.

Osmunda bilinica Sap et Mar. (*Pteris bilinica* Ett.).

(Pl. I, f. 4 et 5 ; Pl. III, f. 1 et 2.)

Nous représentons (Pl. III, f. 1) la plus belle des empreintes recueillies à Vacquières par Saporta et Marion et rapportées par eux au genre *Osmunda*. Ces empreintes, conservées dans les collections du Muséum, non figurées dans leur travail de 1874, « consistent en portions de pennes ou segments principaux allongés linéaires, à rachis mince et flexueux, partagés en lobes soudés entre eux par la base, oblongs, obtus, bien que légèrement atténués au sommet et pourvus de 11 à 12 paires de nervures tertiaires sortant de la médiane sous un angle

assez aigu et courant au bord, qui est sinué denté ou du moins légèrement ondulé. La plupart des veines tertiaires sont bifurquées ; les inférieures seulement sont rameuses par dichotomie, et leurs branches vont aboutir à l'angle interne du sinus des lobes... La disposition des veines est absolument pareille à ce que montrent les *Osmunda* ». La ressemblance est particulièrement étroite avec *O. interrupta* Michx (*O. Claytoniana* L.) et *O. cinnamomea* L. (*1*). Pour Saporta et Marion (*2*), la Fougère de Vacquières — [de même que la Fougère de Bilin (*3*), *Pteris bilinica* Ett., avec laquelle ils la comparent] — paraît intermédiaire entre ces deux espèces, qui ne sont plus spontanées en Europe, mais se rencontrent, la première, *O. interrupta*, dans l'Amérique, du Canada au Brésil, et dans les montagnes de l'Inde ; la deuxième, *O. cinnamomea*, dans l'Amérique entière, dans la région de l'Amour et au Japon.

En 1890, l'abbé Boulay (*4*) admet la détermination et les rapprochements proposés par Saporta et Marion, et il rapporte de son côté à *Osmunda bilinica* plusieurs spécimens recueillis au cours de ses excursions à Vacquières. Nous donnons (Pl. I, f. 4 et 5) des photographies de l'empreinte qu'il a figurée dans sa *Flore des environs de Théziers* (Pl. VII, f. 4), et il ne semble pas qu'il y ait lieu de modifier cette détermination.

Bibliographie. — *1.* Ettingsh. 6, *Farnkr. d. Jetzv.*, Taf. CLXXV, f. 7 ; Taf. CLXXVI, f. 3 et 4.

2. Saporta et Marion 2, *Fl. Vacquières*, p. 278.

3. Ettingsh. 7, *Fl. v. Bilin*, I, p. 14 ; Taf. III, f. 14 (*Pteris bilinica* Ett.).

4. Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 24, Pl. VII, f. 4.

PHANÉROGAMES. — GYMNOSPERMES.

Ginkgoacées.

Genre Ginkgo.

Ginkgo adiantoides (Ung.) Heer.
(*Ginkgo biloba* L.) (1).
(Pl. I, f. 6-8.)

1° Deux feuilles. La première, large de 25 millimètres, sur 12 millimètres de largeur, en éventail, réniforme, au bord entier, arrondi, légèrement ondulé, atténué en coin vers le pétiole. Celui-ci, long de 13 millimètres, creusé d'un sillon bordé par deux nervures saillantes qui à la naissance du limbe s'écartent et suivent à droite et à gauche le bord inférieur de la feuille. De ces cordons vasculaires marginaux partent des nervures qui se ramifient à leur tour par dichotomies successives en branches équidistantes et subparallèles. Entre les nervures et particulièrement entre les nervules ultimes, de petites taches semblables à celles que Massalongo (*1*) avait observées sur des empreintes de *Ginkgo* de Sinigaglia et qu'il considérait comme des traces de Champignons parasites, taches qui, suivant l'interprétation de Saporta et de Murray (*2*), indiquent l'emplacement de poches résinifères. Le second spécimen est plus grand que l'autre, mais incomplet (largeur : 40 millimètres ; longueur : 16 millimètres).

2° Le *Ginkgo biloba* L. d'Extrême-Orient possède des feuilles identiques à celles que nous venons de décrire. Entre les empreintes de Saint-Marcel et les feuilles que nous représentons (Pl. I, f. 9 et fig. 6 du texte), il est impossible de signaler quelque différence appréciable, à part les dimensions

(1) Pour le *Ginkgo* de Saint-Marcel, nous indiquons d'abord le nom attribué par un grand nombre de paléobotanistes à des empreintes identiques d'autres gisements : *G. adiantoides.* Nous ajoutons entre parenthèses le nom de l'espèce actuelle qui paraît dériver directement du *Ginkgo* tertiaire : *G. biloba.* Nous avons adopté la même méthode pour quelques autres formes qui se distinguent difficilement de certaines espèces actuelles et auxquelles cependant on conserve généralement une dénomination particulière (Ex. : *Sequoia Langsdorfii, Glyptostrobus europæus*...).

plus réduites des fossiles. Il convient, d'ailleurs, de noter la grande variabilité des feuilles actuelles.

3º Parmi les empreintes à comparer avec celles de Saint-Marcel, signalons d'abord une feuille de Rochessauve, rapportée par l'abbé Boulay à *Adiantites senogalliensis* Mass (*3*). « Il y a pleine conformité, écrit-il, avec la description et la figure de Massalongo, mais il n'est pas impossible que ce soit une feuille de *Ginkgo.* » Un examen attentif de l'empreinte de Rochessauve montre qu'elle possède les caractères des

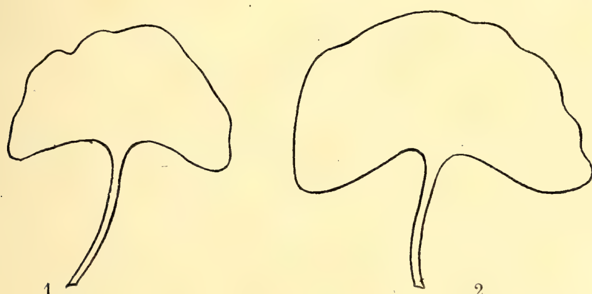


Fig. 6. — Feuilles de *Ginkgo biloba* L. — 1. Japon ; 2. Jard. bot. Montpellier (Herb. Muséum Hist. nat. Paris). — Réd. 1/2.

feuilles d'*Adiantum reniforme* : limbe de forme orbiculaire, nombreuses nervures dichotomiquement ramifiées, mais partant du sommet du pétiole et non de deux faisceaux marginaux ; nulle trace de poches résinifères.

Des empreintes de *Ginkgo*, semblables aux nôtres, ont été rencontrées dans un grand nombre de gisements tertiaires. Parmi les plus remarquables, signalons les empreintes des environs de Francfort (quatern.) (*4*) ; celles de Varennes (*5*), Sinigaglia (*6*) (miopliocène) ; les feuilles de l'île de Mull (*7*), des Terres arctiques (*8*) et en particulier du Spitzberg (*9*) ; enfin celles de Laramie (éocène) (*10*). La plupart de ces empreintes ont été décrites sous le nom de *Ginkgo adiantoides* (Ung.) Heer, et leur ressemblance très étroite avec les feuilles du *Ginkgo* actuel a été signalée par tous les paléobotanistes En 1908, M. Principi (*11*) a groupé sous le nom de *Salisburia adiantifolia* Sm. toutes les feuilles de *Ginkgo* de Sinigaglia (*Salisburia adiantoides* Ung., — *S. procaccinii* Mass.). En 1913 (*12*), nous n'avons point cru devoir distinguer de l'es-

pèce actuelle les feuilles fossiles de Saint-Marcel. MM. Roland de la Vaulx et Marty, récemment, ont trouvé à Varennes une feuille qu'ils considèrent comme « strictement identique à celles du *Ginkgo biloba* actuel du Japon », et ils l'ont attribuée à cette espèce.

Nous rappellerons que quelques paléobotanistes ne partagent pas notre opinion (*13*). Dans des travaux récents, A. G. Nathorst et M. A.-C. Seward considèrent les feuilles tertiaires comme voisines de celles du *Ginkgo* actuel, mais continuent à les distinguer sous le nom de *Ginkgo* ou *Ginkgoites adiantoides.*

Rappelons enfin l'ancienneté du genre *Ginkgo.* L'unique espèce actuelle *G. biloba*, — conservée par la culture (*14*) en Chine et au Japon, — représente le dernier terme d'une lignée dont l'époque jurassique marqua l'apogée dans tout l'hémisphère boréal (*15*).

Bibliographie.— *1. Sclerotites Salisburiæ* Mass., *Fl. f. Senig.*, p. 87, Tav. I, f. 1.

2. Gardner, *Eoc. flor.*, p. 99, not. 1.

3. Boulay 3, *Not. fl. tert. env. Privas*, n° 4. Cf. notre Planche I, f. 10.

4. Engelhardt u. Kinkelin, *Oberplioc. Flor. d. Untermaint*, p. 196, Taf. XXIII, f. 16-18.

5. R. de la Vaulx et Marty, *Nouv. recherch. fl. de Varennes*, p. 294, Pl. 11, f. 1.

6. Massalongo et Scarab., *Fl. Senig.*, p. 163, Tab. I, f. 1 ; VI, f. 18 ; VII, f. 2 ; XXXIX, f. 1, 12.

7. Gardner, *loc. cit.*, p. 99, Pl. XXV.

8. Heer 7, *Fl. foss. arct.*; vol. I, *Mioc. Fl. v. Nord Grönland*, p. 95, T. II, f. 1 ; T. XLVII, f. 4 *a* ; p. 183, T. XLVII, f. 14 ; vol. II, *Foss. flor. of North Greenland*, p. 465, T. XLIV, f. 1 ; vol. V, *Mioc. fl. d. Insel Sachalin*, p. 21, T. II, f 7-10 ; vol. VII, *Tert. fl. v. Grönland*, p 57, T. LXXXVII, f. 9, 12.

9. Nathorst 5, *Ginkgo adiantoides* (Unger) Heer im tertiär Spitzberg, p. 235, fig. 1, 2.

10. L. F. Ward, *Typ. of Laramie flor.*, p. 14, Pl. I, f. 5-6.

11. Principi, *Contrib. all. flor. foss. d. Senig.*, p. 35.

12. G. Depape 2, Note sur le *Gingko* de St-Marcel (*C. R. A. S.*, 1912, p. 957).

13. Nathorst 6, *Notizen*, p. 459. — Seward 1, *Fossil plants*, IV, p. 29.

14. Seward 1, *Foss. plants*, p. 30. — Seward and Miss J. Gowan, The Maiden hair Tree (*Gingko biloba* L.) (*Ann. of Bot.*, vol. XIV, n° 53, 1900, p. 109).

15. G. de Saporta, Hist. du type *Salisburia* ou *Ginkgo* (*La Nature*, t. XVI, XVII et XVIII *pass.*, 1880-1882) ; *Orig. arb.*, p. 51-57. — Schimper, *Tr. p. vég.*, p. 356. — Zittel, *Paléophyt.*, p. 254. — Zeiller 5, *Paléobot.*, p. 247. — Seward 1, *Foss. plants*, IV, p. 30 et sq. — Seward 2, *Jur. Flor. of Yorkshire*, p. 86. — Berry 3, *Paleobotany*, *Smiths. rep.*, p. 355.

Taxacées.

Genre Torreya.

Torreya nucifera Sieb. et Zucc.

(Pl. I, f. 12.)

1° Feuille longue de 28 millimètres, large de 4 millimètres dans sa région médiane, à sommet cuspidé acéré, marquée de deux lignes ou bandelettes étroites où sont localisés les stomates.

2° Cette feuille est identique à celle du *Torreya nucifera* actuel (*1*), tel qu'on le trouve représenté par Saporta et Marion (flore de Meximieux) (*2*). Elle diffère de la variété à feuilles plus courtes et plus arrondies à la base que ces auteurs ont distinguée à Meximieux sous le nom de *T. nucifera* var. *brevifolia*. Notons d'ailleurs que dans ce gisement l'abbé Boulay (*3*) a recueilli des feuilles qui appartiennent bien au type normal.

3° Dans les gisements pliocènes du Mont-Dore et de la vallée du Main (*4*), on a rencontré un *Torreya* semblable à celui de la vallée du Rhône. Suivant G. de Saporta et Marion, une empreinte du miocène de Bilin (*5*), — rapportée par Ettingshausen à *Sequoia Langsdorfii*, — proviendrait d'un *Torreya* voisin de *T. taxifolia* Arn. de la Floride. Mais, d'après l'abbé Boulay, il y a lieu de supposer que cet échantillon appartient aussi au *Torreya nucifera*. Enfin la même espèce paraît représentée dans la flore de Sinigaglia (*6*) (miocène supérieur).

Le *Torreya nucifera* est actuellement localisé au Japon.

Le genre *Torreya* paraît très ancien. Seward (*7*) ne regarde pas comme absolument décisives les empreintes des terres arctiques (*8*) ; il admet, d'après Berry (*9*), celles du Crétacé du Nord de la Caroline (*Torreyites carolinianus* Berry, voisin de *T. taxifolia*).

Bibliographie. — *1.* Carrière, *Tr. Conifères*, II, p. 723. — Pilger, *Taxaceæ*, p. 105 et 110.

2. Saporta et Marion 3, *Mexim.*, p. 87, Pl. XXII, f. 6-7. — Saporta 26, *Orig. arbres*, p. 59.

3. Boulay 6, *Mont-Dore*, p. 47, Pl. I, f. 3-4.

4. Engelhardt et Kinkelin, *Vall. du Main*, p. 191, Taf. XXIII, f. 6 *a-i.*
5. Ettingshausen 7, *Fl. v. Bilin*, Taf. XIII, f. 9 (*Seq. Langsdorfii*).
6. Massalongo, *Fl. Senig.*, Taf. VI, f. 13 et 15 (*Seq. Langsdorfii*).
7. Seward 1, *Foss. pl.*, IV, p. 419.
8. Heer 7, *Fl. f. arct.*, III, p. 70, Taf. XVIII, f. 1-4 (*T. Dicksoniana* Heer) ; III, p. 71, Taf. XVII, f. 1-2 (*T. parvifolia* Heer) ; VII, p. 56, Taf. LXX, f. 7 *a* (*T. borealis* Heer).
9. Berry, A Mid. Cretac. sp. of Torreya, (*Americ. Journ. Sc.*, s. 4, vol. XXXV, p. 382, f. 1-3, 1908).

Taxodiacées.

Genre Glyptostrobus.

Glyptostrobus europæus (Brngt) Heer.
(*Gl. heterophyllus* Endl.)
(Pl. II, f. 3-5.)

1° Saporta et Marion en 1873 (*1*) trouvent à Vacquières « plusieurs ramules bien reconnaissables ». En 1890, l'abbé Boulay (*2*) signale « deux ramules qui ne suffiraient pas pour donner à la détermination quelque probabilité si Saporta et Marion n'indiquaient déjà cette espèce au même endroit ». Bientôt il rencontre la même espèce à Eurre et à Saint-Marcel.

Les spécimens de Saint-Marcel comprennent des branches fines, grêles, presque dichotomiquement ramifiées, à feuilles courtes, la plupart étroitement appliquées contre l'axe, et à base décurrente. Quelques extrémités présentent des renflements qui sont des bourgeons terminaux ou des boutons mâles. Nous n'avons point rencontré de strobiles.

2° Parmi les nombreux restes fossiles auxquels sont comparables nos empreintes de Saint-Marcel, qu'il suffise de citer ceux de la flore miocène de Suisse (*3*), de Bilin (*4*), de Meximieux (*5*), de Menat (*6*).

Le *Glyptostrobus europæus* Heer est une des espèces les plus communes dans les flores anciennes, depuis l'époque crétacée et à travers toute la période tertiaire. Présent dans les régions arctiques (*7*), il existe dans l'éocène d'Angleterre (*8*) et d'Amérique ; dans l'oligocène de Manosque (*9*), de Menat ; il atteint son apogée au miocène et se rencontre dans presque toutes les flores de cette période : Bilin, Leoben (*10*) ; Silé-

sie (*11*) ; Wetteravie (*12*) ; Œningen ; Val d'Arno (*13*) ; Sinigaglia (*14*) ; Kumi (*15*) ; Joursac (*16*) ; Chambeuil, Panouval (*17*) ; il se maintient au pliocène aux abords du golfe du Rhône, mais on ne l'a pas signalé dans les flores pliocènes du Massif Central, Cantal et Mont-Dore.

3° Le *Glyptostrobus europæus* est intimement allié au *Gl. heterophyllus* Endl., espèce de la Chine tropicale, où il vit entre le 24° et le 36° de latitude nord, au bord des rivières, dans les stations humides et marécageuses où l'été est chaud et l'hiver très doux. Quelques nuances ont paru légitimer la distinction des deux formes : « Le type tertiaire semble avoir constitué autrefois en Europe un arbre plus élevé, plus vigoureux, plus touffu, pourvu de branches plus multipliées, de rameaux plus longs et plus divisés que dans l'espèce actuelle. » (Sap. et Mar. 3, *Mexim.*, p. 94). Il diffère aussi « par des strobiles plus gros et par l'absence de feuilles distiques linéaires sur les ramules latéraux » (Saporta 31, *Fl. prov.*, p. 7). Néanmoins la parenté est très étroite entre la forme européenne et celle de Chine, et les différences s'atténuent par le fait que certains spécimens d'Europe sont très voisins du *Gl. heterophyllus*, tels les rameaux de Menat, où les feuilles sont plus allongées et distiques ; tels encore les strobiles de Menat et de Koumi, qui ont les mêmes dimensions que ceux de l'espèce actuelle (Cf. Laurent, *loc. cit.*, p. 66).

Bibliographie. — *1.* Saporta et Marion 2, *Fl. Vacquières*, p. 280.

2. Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 25, Pl. II, f. 5. — Boulay 5, *Fl. pl. Rhône*, p. 16.

3. Heer 1, *Fl. t. helv.*, I, p. 51, Pl. XIX, XX, XXI ; III, p. 159.

4. Ettingshausen 7, *Fl. v. Bilin*, p. 37, Taf. XI, f. 5-7.

5. Saporta et Marion 3, *Fl. Meximieux*, p. 91, Pl. XXIII, f. 167.

6. Laurent 8, *Menat*, p. 66, Pl. V, f. 5 ; Pl. VI, f. 1 ; f. 27 text.

7. Heer 7, *Fl. f. arct.*, I, p. 90, Taf. III, f. 2-5, Taf. XLV, f. 20-22 ; III, p. 76 ; VII, p. 13, Taf. LII.

8. Gardner, *Brit. Eoc. flor.*, p. 30, Taf. VII, f. 1-8 (*Taxodium eocenicum*). — Berry 2, *Lower Eoc. flor. S. E. North Americ.*, p. 169.

9. Saporta 31, *Flor. provenç.*, p. 7. — Saporta 2, Étud. S. E. (*Ann. sc. nat.*, 5 s., t. VIII, p. 49).

10. Ettingshausen 12, *Leoben*, p. 273, Taf. II, f. 3-5.

11. Krausel, *Pfl. Schles.*, p. 111, Taf. X, f. 28 ; Taf. XI, f. 1 ; Taf. XXV, f 8.

12. Ludwig, *Palæontogr.*, VIII, p. 69, Taf. XII, f. 1.

13. Gaudin, *1er Mém.*, p. 26, Pl. I, f. 5-10; *2e Mém.*, p. 35, Pl. II, f. 2, 4, 9, 14, 15.

14. Massalongo, *Fl. Senig.*, p. 152, Tav. V, f. 5.

15. Unger 6, *Fl. f. v. Kumi*, p. 18, Taf. I, f. 3-11. — Saporta, Exam. critiq. d'une collect. de pl. foss. (Kumi) (*Ann. scient. Ec. norm. supér.*, 2 sér., t. II, p. 4, Pl. II, f. 1-4).

16. Marty 4, *Joursac*, p. 21, Pl. I, f. 18, 19.

17. Lauby, *Recherch. pal.*, p. 87. — Cf. Schimper, *Tr. p. vég.*, t. II, p. 325 — Zittel, *Paléoph.*, p. 275. — Seward 1, *Foss. plants*, IV, p. 328.

Sequoia Langsdorfii (Brngt) Heer.
(*S. sempervirens* Endl.).
(Pl. I, f. 13-15.)

1° Les restes de *Sequoia* sont très abondants dans les sédiments pliocènes de la vallée du Rhône. Trouvés à Eurre par Fontannes (*1*), qui soumit ses échantillons à l'examen de Saporta, ils représentent l'une des formes les plus fréquentes parmi les documents reçus de Saint-Marcel par l'abbé Boulay (*2*) et par nous-même. Les spécimens de l'Ardèche sont des ramules garnis de feuilles étalées, distiques, rétrécies à la base, décurrentes sur la tige, à nervure médiane bien apparente ; les feuilles normales ont environ 15 millimètres de longueur sur 2 millimètres de largeur, tandis qu'à la base de certains rameaux on observe la trace de nombreuses petites feuilles écailleuses.

2° Les ramules de Saint-Marcel sont tout à fait semblables à ceux de *Sequoia sempervirens* Endl., de la Haute-Californie. Il suffira de comparer les figures 13-15 (Pl. I) avec la figure 7 du texte, qui représente l'extrémité d'un rameau, à la base duquel sont conservées les feuilles écailleuses, anciennes pièces de recouvrement d'un bourgeon terminal.

Nos fossiles sont, d'autre part, parfaitement comparables avec ceux qui ont été rapportés au *Sequoia Langsdorfii*, espèce « qu'il aurait mieux valu, semble-t-il, nommer *Sequoia sempervirens* var. *fossilis*, tant elle ressemble à la plante californienne (*3*) » ; espèce « considérée comme pratiquement identique avec *Sequoia sempervirens;* beaucoup d'auteurs en parlent comme de l'ancêtre direct de l'espèce actuelle (*4*) ».

3° *Sequoia Langsdorfii* Heer est richement représenté dans le tertiaire : Heer (*5*) l'a signalé en de nombreux gisements des

terres arctiques : île Disco, rivière Mackenzie, Alaska, Spitzberg, île Sachalin ; Nathorst (6) l'a trouvé dans les argiles tertiaires d'Ellesmere Land « dans un état de préservation remarquable, à tel point que les branches pourraient être lavées et isolées comme des spécimens d'herbier ».



Fig 7. — Ramule de *Sequoia sempervirens* Endl. (Jard. bot. Montpellier).

Présent dans l'éocène anglais de l'île de Mull (*7*), il se rencontre dans les flores miocènes de l'Europe centrale (*8*), dans la mollasse de Suisse (*9*), à Kumi (*10*), au Val d'Arno (*11*), en Silésie (*12*), etc.

Pour la France, il est intéressant de noter que le *Sequoia Langsdorfii*, présent dans les flores aquitaniennes du sud-est (Armissan, Manosque, Marseille) (*13*), dans la flore de Menat (*14*), se retrouve dans le miocène supérieur des environs de Privas (*15*) et dans le pliocène de la vallée du Rhône ; il n'a pas encore été rencontré jusqu'à ce jour dans les flores pliocènes de Meximieux, du Massif Central.

Bibliographie. — *1.* FONTANNES 14, *Marn. plioc. d'Eurre*, p. 433.

2. BOULAY 5, *Fl. plioc. v. Rhône*, p. 15, f. 1.

3. LAURENT 2, *Fl. vallée de l'Huveaune, Arg. de Marseille*, p. 15, Pl. II, f. 6-8.

4. SEWARD 1, *Foss. pl.*, IV, p. 352.

5. HEER 7, *Fl. f. arct.*, I, Taf. II, XX, XLV ; II, Taf. XL, XLIII ; III, 3, Taf. II ; IV, 1, Taf. XII, XIII, XXV...

6. NATHORST 4, *Fl. Ellesmere Land*, p. 225.

7. GARDNER, *Brit. Fl. eoc.*, p. 41, Pl. X, f. 1.

8. VELENOVSKY, *Fl. Ursovie*, p. 16, Taf. I, f. 28-35. — ZWANZIGER, *Fl. Liescha*, p. 14, Taf. II, f. 2-5. — FRIEDRICH, *Beitr. z. Kenntn. d. Tertiärfl. Sachsen*, p. 83, Taf. VII, f. 13.

9. HEER 1, *Fl. tert. helv.*, I, p. 54, Taf. XX, f. 2.

10. UNGER 6, *Fl. v. Kumi*, p. 21, Taf. II, f. 17-23. — SAPORTA, *Exam. crit. coll. pl. foss.*, Pl. II, f. 5-6.

11. GAUDIN, *2e Mém*, p. 36, Pl. II, f. 7-8 ; Pl. X, f. 10.

12. KRAUSEL, *Pfl. Schles.*, p. 109, Taf. XX, f. 16, 22-24 ; *Nachtr.*, I, p. 252, Taf. XIX, f. 1-2.

13. SAPORTA 2, Étud. S. E. (*Ann. sc. nat.*, s. 5, t. IV, p. 51, Pl. II, f. 1 ; s. 5, t. VIII, p. 50) ; 31, *Fl. provenç.*, p. 7, Pl. I, f. 1-2.

14. LAURENT 8, *Menat*, p. 65, f. 26 (texte).

15. BOULAY 3, *Not. fl. tert. Privas*, p. 13. — Cf. SCHIMPER, *Tr. p. vég.*, II, p. 316. — ZITTEL, *Pal.*, p. 277 ; — JEPSON, *Trees of Califormia*, p. 27.

Cupressacées.

CUPRESSUS sp.

Aff. *C. sempervirens* L.

(Pl. II, f. 10.)

1° Une petite branche portant deux ramifications latérales, à feuilles squamiformes, serrées, imbriquées, opposées deux à deux, en quatre séries longitudinales.

2° Il est bien difficile d'établir une détermination spécifique rigoureuse pour cette empreinte de *Cupressus*. Comme terme de comparaison, nous donnons (Pl. II, f. 11) un rameau d'une espèce répandue actuellement dans les régions méditerranéennes : *Cupressus sempervirens* L. Feuilles et bourgeons terminaux sont semblables ; mais, dans l'espèce actuelle, les ramifications paraissent plus nombreuses ; il faut cependans tenir compte de la présence, sur le fossile, de fossettes correspondant à des ramules tombés (*1*).

3° Parmi les empreintes fossiles comparables avec celle d'Eurre, nous pouvons signaler *Cupressites pychnophylloides* Mass., de Sinigaglia (*2*), que Massalongo rapproche de *C. glauca* Broter., de l'île de Goa et de la péninsule indienne ; *Cupressus Pritchardi* (*3*) Goëpp., de l'éocène d'Angleterre voisin, suivant Gardner, de *C. torulosa* Don. du Népaul. Enfin la ressemblance nous paraît bien étroite avec *Cupressus sempervirens succinea* Goëpp. et Menge, des couches oligocènes à ambre de la Prusse Orientale (*4*).

Bibliographie. — *1.* Cf. CAMUS, *Le g. « Cupressus »*, p. 28, fig. 21-22.
2. MASSAL. et SCARAB., *Fl. Senig.*, p. 151, Tav. V, f. 17-19.
3. GARDNER, *Brit. eoc. fl.*, p. 82, Pl. XVI, f. 8-9 ; Pl. XVIII, f. 1 ; Pl. XIX.
4. GŒPPERT et MENGE, *Fl. d. Bernst.*, vol. I, Taf. XVI, f. 220, 225. — Cf. SCHIMPER, *Tr. pal. vég.*, II, p. 347. — ZITTEL, *Paléoph.*, p. 314. — SEWARD, *Foss. pl.*, IV, p. 305.

Pinacées.

Pinus sp. *foliis ternis.*

(Pl. II, f. 1 et 2.)

1° Nous plaçons ici l'empreinte d'un faisceau de trois aiguilles, dont la médiane, large de 2 millimètres à la base, est

conservée sur une longueur de 13 centimètres, et l'empreinte d'un autre faisceau de trois aiguilles plus courtes que les précédentes, sans pouvoir affirmer que ces feuilles offrent leur véritable longueur.

2° En l'absence de cônes, il est difficile d'identifier les empreintes de Saint-Marcel avec l'une ou l'autre des nombreuses formes actuelles de Pins à feuilles groupées par trois (*1*). Il est toutefois intéressant de noter que plusieurs de ces Pins sont associés avec certaines espèces trouvées à Saint-Marcel : En Californie, *Pinus tuberculata* Gord., *P. Torreyana* Parr., *P. ponderosa* Dougl., *P. Jeffreyi* Murr., avec *Sequoia sempervirens* Endl. ; dans les États de l'Amérique du Nord, riverains de l'Atlantique, *P. palustris* Mill., *P. rigida* Mill., *P. tæda* L., *P. serotina* Michx, avec *Liquidambar*, *Liriodendron*, *Sassafras* ; en Extrême-Orient, *P. sinensis* Lamb. avec *Ginkgo* et *Glyptostrobus* ; aux îles Canaries, *P. canariensis* Smith. avec *Laurus canariensis* L., *Oreodaphne fætens* Ait.

3° Actuellement absents du continent européen, les Pins à 3 feuilles ont laissé des traces nombreuses dans nos gisements tertiaires : Cinérites du Cantal (*2*), Kumi (*3*), Parschlug (*4*), Lausanne (*5*), Bilin (*6*), Gypses d'Aix (*7*). Particulièrement abondants à Armissan (*8*), ils y reproduiraient en général les formes réunies de l'Ancien et du Nouveau Monde. Il n'est pas plus facile d'assimiler nos spécimens à une forme fossile qu'à une espèce actuelle. Nous pouvons cependant faire remarquer leur ressemblance avec *Pinus rigios* Ung. de Bilin (comparé par Unger avec *P. rigida* Mill., *P. tæda* L., et *P. Gerardiana* Wall.). Rappelons enfin que dans le pontien des environs de Privas (*9*) on a recueilli de nombreuses graines de Pin ; celles de *P. consimilis* Sap. appartiennent à une espèce rapprochée par de Saporta de *P. canariensis*.

Bibliographie. — *1*. Cf. Shaw, *The genus Pinus*.

2. Saporta 26, *Orig. arbres*, p. 69. — Laurent 3, *Cinér. Saint-Vincent*, p. 95.

3. Unger 6, *Fl. Kumi*, p. 19, Taf. II, f. 1-11.

4. Unger 3, *Iconogr. pl. foss.*, p. 25, Taf. XIII, f. 4. — Ettingshausen 11, *Phylogen. d. Pflanzen.*, p. 77, Taf. III, f. 1 ; Taf. V, f. 1-3 ; Taf. VI, f. 6.

5. Heer 1, *Fl. t. helv.*, III, p. 160, Taf. CXLVI, f. 10.

6. Ettingshausen 7, *Fl. v. Bilin*, p. 41, Taf. XIII, f. 11, 15.

7. SAPORTA 27, Dern. adj. flor. Aix (*Ann. sc. n.*, s., 7, t. VII, p. 46).
8. SAPORTA 2, Étud. S.-E. (*Ann. sc. n.*, s. 5, t. IV, p. 68).
9. BOULAY 3, *Flor. Privas*, p. 11. — Cf. SCHIMPER, *Tr. pal. vég.*, II, p. 276. — ZITTEL, *Paléoph.*, p. 326.

ANGIOSPERMES. — MONOCOTYLÉDONES.

Graminées.

Genre : PHRAGMITES.

Phragmites œningensis A. Br.
(Pl. III, f. 12-15 ; fig. 8 dans le texte.)

1° « On trouve partout, dans les marnes supérieures de Vacquières, des rhizomes aplatis, atteignant 15-20 millimètres de largeur et montrant des entre-nœuds espacés de plusieurs centimètres, garnis de racines aux nœuds seulement. » Ce sont, d'après l'abbé Boulay (*1*), des rhizomes de *Phragmites*, semblables à ceux de *Phr. œningensis*, espèce fossile considérée comme très voisine de *Phr. communis* Trin. actuel (*2*).

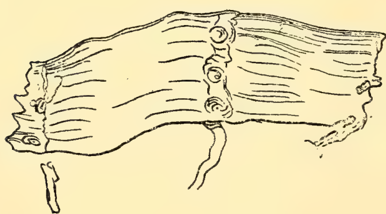


Fig. 8. — *Phragmites œningensis* Heer. Rhizome (Cf. Boulay, *Flor. de Théz.*, Pl. II, f. 1).

2° Il semble qu'on puisse ramener à la même espèce les empreintes attribuées par de Saporta et Marion à *Arundo ægyptia antiqua* (*3*). On retrouve à la base des tiges dressées de *Phragmites* actuel des entre-nœuds comparables à celui que de Saporta a dessiné en 1874 et que nous reproduisons (Pl. III, f. 12) : « Tige large et forte, très finement striée, portant deux nœuds... munis de quelques débris de filasse et présentant çà et là des traces de radicules. »

La feuille figurée par de Saporta et Marion reproduite en notre planche III (f. 13) et celle que nous possédons de Saint-Marcel (Pl. III, f. 14) sont du même type. Comme dans les feuilles de *Phragmites*, le limbe étroit à la base s'élargit ensuite insensiblement. La nervure médiane est forte ; les ner-

vures latérales sont d'épaisseur inégale ; les nervures plus fines sont groupées souvent au nombre de trois.

La base du limbe des *Phragmites* actuels subit une transformation histologique, une dessiccation qui en provoque la chute. Il paraît en avoir été de même pour la feuille de Vacquières figurée par de Saporta.

Les divers spécimens de la vallée du Rhône rapportés à *Phragmites œningensis* indiquent une plante de grande taille. La même espèce a été rencontrée, avec un développement variable des feuilles et des rhizomes, dans un grand nombre de gisements tertiaires, en particulier dans les flores d'Œningen, de Bilin (*4*), de Wetteravie (*5*), du Mont-Charay(*6*).

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. Théziers*, Pl. II, f. 1-3.
2. Heer 1, *Fl. tert. helv.*, I, p. 64, Taf. XXIV.
3. Saporta et Marion 2, *Fl. Vacq.*, p. 280, Pl. VII, f. 1-2.
4. Ettingsh 7, *Fl. v. Bilin*, p. 21, Taf. IV, f. 6-10.
5. Ludwig, *Wetter. Altest. Abth.*, p. 80, Taf. XVI, f. 1 ; Taf. XVIII, f. 2 ; Taf. XXIV, f. 7.
6. Boulay 3, *Fl. Privas*, p. 13.

Palmiers.

Genre Sabal.

Sabal hæringiana (Ung.) Sch., *pliocenica* N. Boul.

(Pl. II, f. 9.)

1° L'abbé Boulay a décrit et figuré en 1890 (*1*) sous le nom de *Sabal hæringiana* (Ung.) Sch. *pliocenica* N. Boul. le Palmier trouvé par lui près de Bagnols sous le bois de Gicon. « L'examen de la photographie et mieux encore du spécimen original, écrit-il, ne laisse aucun doute sur le caractère générique. »

La portion du limbe que nous représentons (Pl. II, f. 9) montre le caractère particulier des feuilles de *Sabal* : le rachis prolongé en une pointe triangulaire sur les bords de laquelle s'insèrent les rayons du limbe. Ces rayons dans les feuilles de *Sabal hæringiana* (*2*) sont plus serrés vers la base et plus étroits que dans celles de *S. major* Ung. (*3*), autre palmier commun dans les flores tertiaires de l'Europe. Il n'y a pas

lieu, semble-t-il, de modifier la détermination proposée par l'abbé Boulay.

2° *Sabal hæringiana*, abondant dans le gisement oligocène de Hæring (*4*) et dans le miocène de Suisse (*5*), est l'une des formes les plus remarquables de la vallée du Rhône. Il est voisin du *Sabal Adansoni* Guern. actuel, qui croît dans la vallée du Mississipi, dans les dépressions marécageuses des côtes de Géorgie et de la Caroline, où il s'élève jusque vers le 35° de latitude boréale (*6*).

Bibliographie. — *1*. Boulay 6, *Fl. Mont-Dore*, p. 99, Pl. A et B.

2. Schimper, *Tr. pal. vég.*, II, p. 488. — Zwanziger, *Miocanfl. v. Liescha*, p. 20, Taf. III, IV, f. 1, 2, V.

3. Heer 1, *Fl. tert. helv.*, I, p. 88, Taf. XXXVI, f. 1-2. — Saporta, *Origine des Arbres*, p. 119. — Schimper, *loc. cit.*, p. 487. — Laurent 1, *Fl. Célas*, p. 62, Pl. II et III, f. 1, 2. — Marty et Douxami, *Fl. Bonneville*, p. 782, Pl. XXVI, f. 4.

4. Unger 1, *Chlor. protog.*, p. 48, Taf. XIV, f. 2 (*Flabellaria hæringiana* Ung.). — Ettingshausen 3, *Foss. Fl. v. Hæring*, p. 30, Taf. I, f. 1-9; II, f. 1-5 (*Flab. raphifolia* (Sternb.).

5. Heer 1, *Fl. t. helv.*, I, p. 86, Taf. XXXIII, XXXIV [*Sabal Lamanonis* (Brongt) Heer]. — Cf. Friedrich, *Tertiarpfl. d. Pr. Sachs.*, p. 48.

6. Chapman, *Flora of South. Un. St.*, p. 438. — De Martius, *Hist. Nat. Palmarum*, vol. III, p. 216, Pl. CIII.

Liliacées.

Genre : Smilax.

Smilax aspera L., var. *mauritanica* Desf.

(Pl. II, f. 6.)

1° Nous possédons de Saint-Marcel une belle empreinte qui vient compléter heureusement le fragment de feuille trouvé à Vacquières par de Saporta et Marion (*1*).

Limbe ovale cordiforme ; sommet en pointe lancéolée ; $7^{cm},5$ de longueur sur 6 de largeur. Bord entier, légèrement ondulé surtout dans le tiers inférieur.

Cinq nervures principales ; la médiane est droite, tandis que les deux paires latérales dessinent des ellipses allongées et rejoignent la médiane vers le sommet de la feuille. Une troisième paire de latérales, plus faibles et plus courtes, se con-

tinue par une série d'arcades situées entre la marge et la deuxième ellipse.

Nervures tertiaires flexueuses délimitant entre les principales des mailles de forme et de dimensions variables.

Le fragment de Vacquières que nous avons pu examiner au Muséum d'Histoire naturelle de Paris provient d'une feuille du même type que celle de Saint-Marcel.

2° De Saporta et Marion ont rapproché leur spécimen de *Smilax grandifolia* Ung. (*2*) et de *Smilacites Orsiniana* Mass. (*3*), deux formes fossiles considérées comme très voisines de *Smilax mauritanica* Desf. actuel. Depuis lors, M. Laurent (*4*), à propos de plusieurs feuilles trouvées à Niac et rapportées par lui à *Sm. mauritanica* Desf., a fait la revision critique des nombreuses espèces de *Smilax* distinguées par les paléontologistes dans les flores tertiaires d'Europe, « espèces établies avec un peu trop de facilité si on tient compte des variations du type demeuré méditerranéen, *Smilax aspera* L. ». Ce type très polymorphe, « dont les formes variées, avec transitions, s'étendent des îles Canaries, sur toute la région méditerranéenne, puis en Abyssinie et dans l'Inde (*5*) » — « a laissé dans les couches géologiques des traces fort nettes de son passage avec les mêmes variations qu'on constate de nos jours (*6*) ». Le *Smilax* de Saint-Marcel appartient au type cordiforme, ample et inerme, fréquent dans les stations humides, rencontré déjà par G. de Saporta dans les gisements d'Aix (*Sm. Coquandi* Sap.) (*7*) et de Céreste (*Sm. antecessor* Sap.) (*8*).

Bibliographie. — *1*. Saporta et Marion 2, *Fl. de Vacquières*, p. 282.

2. Unger 5, *Syll. plant. foss.*, I, p. 7, Taf. II, f. 5-8. — Ettingshausen 7, *Fl. v. Bilin*, I, p. 28, Taf. VI, f. 15-16.

3. Massalongo et Scar., *Fl. Senig.*, p. 117, Taf. VII, f. 8.

4. Laurent 5, *Fl. Niac*, p. 31, Pl. I, f. 1-3 ; III, f. 6 ; IV, f. 5.

5. A. de Candolle, *Smilaceæ*, p. 29 et p. 164.

6. Laurent, *loc. cit.* — Cf. de Saporta, *Orig. des arbres*, p. 127.

7. Saporta 27, Dern. adj. fl. Aix (*Ann. sc. n.*, 7 s., t. VII, p. 94, Pl. IX, f. 1 2).

8. Saporta 31, *Fl. prov.*, p. 10, Pl. I, f. 3. — Cf. Schimper, *Tr. pal. vég.*, II, p. 430. — Zittel, *Paléoph.*, p. 350.

Smilax Targionii Gaud.

(Pl. II, f. 7.)

(Cf. divers termes de comparaisons, fig. 9 dans le texte.)

1° Feuille de Théziers, représentée déjà en 1890 par l'abbé Boulay (*1*). Forme oblongue, contour entier ; une première paire de nervures latérales flexueuses dessine une ellipse très

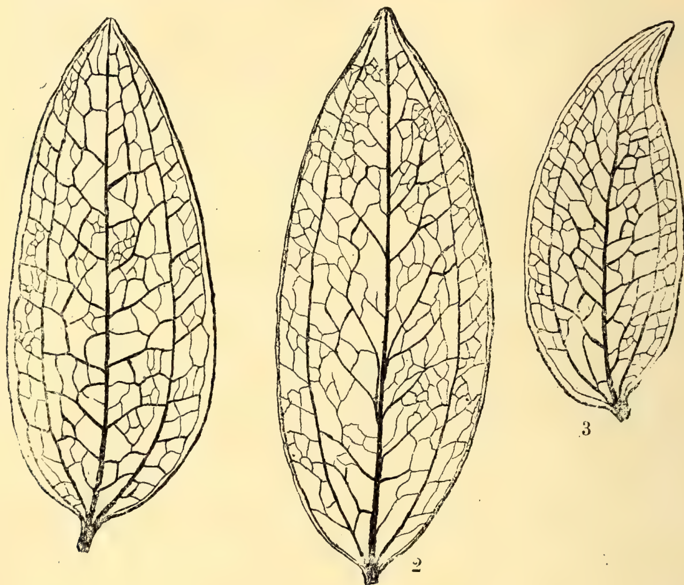


Fig. 9. — 1. *Smilax prolifera* Roxb. (Arboret. de Vilmorin, les Barres) ; 2. *Smilax laurifolia* L. (Herb. Boulay) ; 3. *Smilax canariensis* Willd. (Herb. Muséum).

aplatie ; une deuxième paire, moins forte, apparaît bien vers la partie supérieure de l'empreinte, à une faible distance de la marge (environ 1 millimètre) ; entre les nervures longitudinales, des tertiaires flexueuses courent de l'une à l'autre en délimitant des mailles irrégulières.

2° Parmi les espèces actuelles, on a comparé *Smilax Targionii* Gaud (*2*) avec *Smilax laurifolia* L. du Brésil ; *Sm. cordato-ovata* Balb. (*Sm. populnea* Kunth.) de Saint-Domingue avec *Sm. canariensis* (*3*). D'après les comparaisons que nous avons pu faire au Muséum, les relations nous paraissent plus étroites avec le *Smilax* des Canaries. Nous ajouterons que le même type de feuille oblongue et le même mode de nervation

se retrouvent dans le *Sm. prolifera* Roxb. de Chine, dont nous avons pu observer de nombreuses feuilles provenant de l'Arboretum de M. de Vilmorin (Les Barres).

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 26, Pl. II, f. 6.

2. Gaudin, 2e *Mém. Val d'Arno*, p. 37, Pl. X, f. 5 ; 6e *Mém.*, p. 10, Pl. II, f. 13.

3. Boulay 5, *Rev. de Lille*, p. 16. — Saporta 26, *Orig. des arbres*, p. 129. — Schimper, *Tr. pal. vég.*, II, p. 438.

Genre Polygonatum.

(Cf. *Polygonatum pliocenicum* nov. sp.)

(Pl. II, f. 8.)

1° Limbe long d'environ 7 centimètres, sur 3 centimètres dans sa plus grande largeur, s'atténuant insensiblement vers le sommet et vers la base. De chaque côté de la nervure médiane, une vingtaine de nervures longitudinales, parallèles, distantes d'un demi-millimètre. Quelques-unes sont plus saillantes; toutes sont réunies par de fines anastomoses transversales distantes de 1 à 2 millimètres et délimitant des mailles rectangulaires alternantes.

2° Dans le genre *Potamogeton* se rencontrent des feuilles qui, au premier abord, ressemblent à notre spécimen fossile, par exemple *P. fluitans*, *P. natans*, *P. polygonifolium* : elles s'en distinguent par le nombre plus restreint de leurs nervures et par la disposition des anastomoses, serrées et en séries transversales presque parallèles. Par le nombre et la disposition des nervures longitudinales et par l'alternance des anastomoses, notre empreinte de Saint-Marcel paraît bien plus voisine des feuilles de *Polygonatum* (Cf. Pl. XIV, f. 1), sans qu'il paraisse possible de la rattacher à l'une des espèces actuelles plutôt qu'à une autre. Nous l'appellerons donc simplement *Polygonatum pliocenicum*.

Monocotylédones incertæ sedis.

(Pl. III, f. 16-19.)

Beaucoup d'empreintes qu'on peut, d'une façon générale, classer parmi les Monocotylédones seraient encore à citer. Il

nous est impossible de les rapporter à un genre déterminé. Nous nous contentons d'attirer l'attention sur la fréquence des débris de tige ou de feuilles de Monocotylédones herbacées, dans les gisements étudiés, particulièrement dans celui de Vacquières.

DICOTYLÉDONES. — APÉTALES.

Salicacées.

Genre SALIX.

Salix alba L. (?).

(Pl. IV, f. 11-12.)

1° Une feuille (de Saint-Marcel), tronquée aux deux extrémités, conservée sur une longueur de 4 centimètres, large de 15 millimètres. Nervure médiane forte. Nervures secondaires, émergeant suivant un angle d'environ 40°, fines, longuement ascendantes le long de la marge ; entre elles des intercalaires plus courtes. Bord du limbe finement denté. Une deuxième feuille (de Théziers) se distingue de la précédente par son limbe plus étroit.

2° De tous les Saules actuels à feuilles étroites (*1*), celui qui nous paraît le plus voisin de notre espèce du Rhône par le contour et la nervation est *Salix alba*, la plus importante espèce du genre répandue dans toute l'Europe moyenne et australe, de l'Océan à la Russie et dans le Nord de l'Afrique.

3° Signalé par de Saporta à Ceyssac (pliocène supérieur) (*2*), *Salix alba* a été reconnu aussi par M. Marty dans le miocène de Joursac (*3*). Le groupe du *S. alba* paraît également représenté dans les flores plus anciennes de Marseille (*4*) et de Bonnieux (*5*).

Bibliographie. — *1*. CAMUS, *Monog. Saules Europe et France*, I, p. 69.
2. SAPORTA et MARION 2, *Fl. Mexim.*, p. 185.
3. MARTY 4, *Fl. Joursac*, p. 43, Pl. VIII, f. 2.
4. SAPORTA 2, Étud. S.-E., Arg. de Marseille, [*Ann. sc. n.*, s. 5, t. IX, p. 36, Pl. IV, f. 1-4 (*Salix Lavateri* Heer)].
5. SAPORTA 2, *Id.* — Bonnieux, [*Ann. sc. n.*, s. 5, t. VIII, p. 17, Pl. I, f. 4 (*Salix Arnaudi* Sap.)].

Genre Populus.

Les feuilles de *Populus*, abondantes dans nos gisements pliocènes du Rhône, se laissent ranger en quatre séries qui correspondent aux formes actuelles : *tremula*, *alba*, *nigra*, *euphratica*.

Populus tremula L.

(Pl. IV, f. 5 ; fig. 10 dans le texte.)

1° De forme souvent orbiculaire, parfois plus larges que longues, les feuilles de *Populus tremula* présentent sur chaque moitié du limbe 8-20 dents arrondies, inégales. Quatre à six

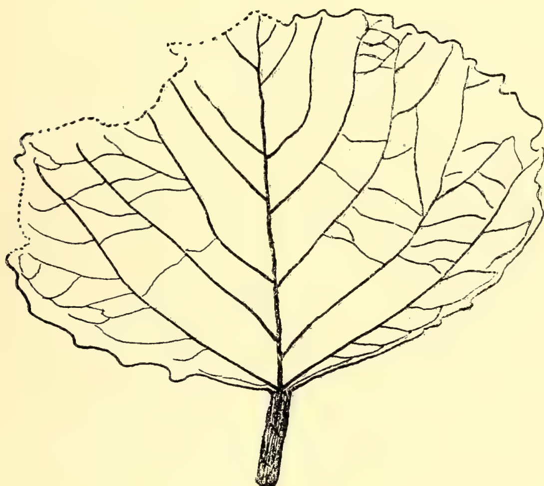


Fig. 10. — *Populus tremula* L. (empreinte de Saint-Marcel).

paires de nervures secondaires s'unissent en arceaux près de la marge ; elles sont reliées par des tertiaires simples ou bifurquées qui délimitent de grandes mailles remplies d'un réseau serré. Pétiole aplati perpendiculairement au limbe (*1*).

2° Nos empreintes de Saint-Marcel, figurées planche IV (f. 5) et figure 10 dans le texte, par leur contour, par leur nervation et leur pétiole aplati, concordent évidemment avec les feuilles de notre *P. tremula*.

3° Des feuilles de *Populus* semblables, comme les nôtres,

au type *tremula*, ont été rencontrées dans les environs de Barcelone (*2*), dans les cinérites du Cantal (*3*), au Mont-Dore (*4*), à Joursac (*5*), en Cerdagne (*6*). *Populus canescens, Sm. pliocenica* Sap. de Ceyssac (*7*), paraît pouvoir rentrer dans la même série.

Ces feuilles du tertiaire supérieur ne présentent d'ailleurs que des différences minimes avec des empreintes distinguées sous d'autres noms et qui, en réalité, ne correspondent pas à des espèces différentes : *P. æoli* Ung. (*8*) de Parschlug; *P. Heliadum* Ung. d'Œningen (*9*) et de Puzzolente (*10*); *P. quadrata* Ung. de Sotzka (*11*); *P. tremulæfolia* Sap. des argiles de Marseille (*12*), et sans doute aussi *P. Richardsoni* Heer, des flores arctiques (*13*).

Bibliographie. — *1.* Cf. Mouillefert, *Tr. arbr. et arbust.* — Dode, *Monogr g. Populus.* — Matthieu, *Fl. for. Algérie.* — Coste, *Fl. de France.*

2. Almera 4, *Fl. pl. alr. Barcelona*, nº 17, p. 324.

3. Laurent 3, *Saint-Vincent*, p. 112, Pl. IX, f. 3.

4. Boulay 6, *Mont-Dore*, p. 54, Pl. II, f. 5-8. — Saporta 31, *Fl. prov.*, p. 12, Pl. III, f. 4-5.

5. Marty 4, *Joursac*, p. 45, Pl. VIII, f. 10-11.

6. Rérolle, *Cerdagne*, p. 276, Pl. IX, f. 8.

7. Boulay 4, *Théziers*, p. 59.

8. Unger 3, *Iconogr.*, p. 45, t. XXI, f. 2.

9. Heer 1, *Fl. tert. helv.*, II, p. 16, t. LVII, f. 4-5.

10. Gaud. et Str., 6e *Mém.*, p. 11, Pl. II, f. 15.

11. Unger 2, *Fl. v. Sotzka*, p. 37, t. XV, f. 7.

12. Saporta 2, Études S.-E., (*Ann. sc. nat.*, 5e sér., t. IX, p. 26, Pl. III, f. 4).

13. Heer 7, *Fl. foss. arct.*, I, p. 98, Taf. IV, f. 1-5 ; VI, f. 7-8; XV, f. 1 *c* ; II, *Fl. v. Spitzberg*, p. 54, Taf. X, f. 8-12. — Cf. Schimp., *Tr. pal. vég.*, II, p. 687. — Saporta, *Orig. arbr.*, p. 187. — Zittel, *Pal.*, p. 446.

Groupe du Populus alba L.

(Pl. IV, f. 1-4.)

1º Les feuilles de *Populus alba* L. sont très polymorphes : celles des jeunes sujets et des drageons ou de l'extrémité des rameaux vigoureux sont grandes, 3-5 lobées, à lobes triangulaires ; sur les arbres âgés et développés en terrain sec, elles tendent à devenir orbiculaires ; les lobes s'atténuent ; elles sont encore plus ou moins fortement dentées ; les dents sont aiguës ou obtuses ; parfois le contour en arrive à ne pré-

senter que quelques lobes arrondis ou même à être presque entier (Cf. fig. 11 dans le texte). Le pétiole est épais et arrondi. De la base de la nervure médiane naissent ensemble deux ou trois paires de nervures secondaires dont la paire supérieure est la plus importante. Plus haut, deux, quatre autres paires secondaires se dirigent vers les dents ou les sinuosités du contour.

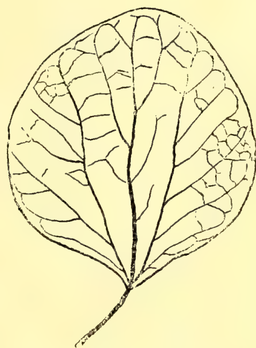


Fig. 11. — *Populus alba* L. Feuille à contour entier des îles Canaries (Herb. Muséum Paris).

2° Nos empreintes de Théziers (*1*) et de Saint-Marcel se placent dans le cycle des variations foliaires de *P. alba*. La feuille (Pl. IV, f. 4) est remarquable par son gros pétiole, son sommet acuminé et ses dents aiguës ; les feuilles 1, 2 et 3 appartiennent au type suborbiculaire, même plus large que long et diversement sinué sur le contour.

3° *P. alba* a été reconnu dans les tufs quaternaires de la Provence (*2*), de Saint-Saturnin (*3*), dans le pliocène de Meximieux (*4*), de Barcelone (*5*), de Monte-Mario (*6*).

Le même type paraît représenté dans le miocène par *P. leucophylla* Ung., en particulier à Gleichenberg (*7*), et par *P. palæoleuce* Sap. dans l'aquitanien de Céreste (*8*).

Notons enfin la grande ressemblance des feuilles de *P. alba* avec celles de *P. canescens pliocenica* Rér. de Cerdagne (*9*) et de *P. leucophylla* Ung. de Toscane (*10*), rapproché par Gaudin de *P. canescens* Sm. actuel. Les relations de ce dernier ont été très discutées (*11*). Tandis que pour les uns il paraît être hybride de *P. alba* × *P. tremula*, d'autres le considèrent comme une espèce autonome, et l'*Index Kewensis* le met en synonymie avec *P. alba*. Quoi qu'il en soit de ces relations, nous pouvons remarquer la fréquence des empreintes de feuilles à lobes peu nombreux, peu accentués, à contour simplement sinué, comparables en même temps avec certaines feuilles de *P. alba* et avec celles de *P. canescens*.

Bibliographie. — *1.* Boulay 5, *Fl. Théziers*, p. 30, Pl. II, f. 8-9; 5, *Rev. de Lille*, p. 17.

2. Saporta 4, *Fl. tufs quat. Provence*, p. 13.
3. Boulay 1, *Fl. Saint-Saturnin*, p. 184.
4. Saporta et Marion 3, *Meximieux*, p. 98, Pl. XXIV, f. 11, 12.
5. Almera 4, *Fl. alr. Barcelone*, p. 325.
6. Bleicher et Fliche 1, *Fl. Monte Mario*, p. 12.
7. Unger 4, *Fl. v. Gleichenberg*, p. 177, t. IV, f. 6-10.
8. Saporta 29, *Fl. Manosque*, p. 71, Pl. XVII, f. 9 ; 31, *Fl. prov.*, p. 10.
9. Rérolle, *Fl. Cerdagne*, Pl. IX, f. 9.
10. Gaudin, *1er Mém.*, p. 29, Pl. IV, f. 1-5 ; XII, f. 4.
11. Mouillefert, *Tr. arbr. et arb.*, p. 1107. — Matthieu, *Fl. for.*, p. 422. — Dode, *Monogr. g. « Populus »*, p. 26. — Bleicher et Fliche, *loc. cit.* — Cf. Schimper, *Tr. p. vég.*, p. 687. — Zittel, *Paléoph.*, p. 449. — Saporta 26, *Orig. des arbr.*, p. 188.

Populus nigra L.

(Pl. IV, f. 6-8.)

1° Les feuilles de *Populus nigra* sont « pointues au sommet, dilatées sur les côtés dans leur partie inférieure et terminées vers le pétiole en un angle très obtus. Les feuilles du Peuplier noir et du Peuplier d'Italie (*P. nigra* var. *pyramidalis* Spach.) offrent seuls cette figure deltoïde (*1*) ». Par leur contour rhomboïdal, leurs dents fines et serrées, ces feuilles se distinguent de celles d'un Peuplier voisin *P. monilifera* Ait. (*P. canadensis* Michx), au sommet d'ailleurs moins acuminé, et à la base échancrée cordiforme.

2° Les caractères de nos empreintes de Saint-Marcel sont ceux des feuilles de *P. nigra*. Cette espèce est indigène dans une grande partie de l'Europe méridionale tempérée et dans le nord de l'Afrique et associée sur de vastes étendues au *P. alba* et au *P. tremula* (*2*). Cette association actuelle paraît la suite naturelle de celle que nous trouvons réalisée à l'époque pliocène dans la vallée du Rhône.

3° *Populus nigra* L., présent dans le quaternaire de Saint-Saturnin (*3*), représenté dans le pliocène de Mongardino (*4*), dans la flore miocène d'Œningen (*5*), par *P. melanaria* Heer, paraît avoir été précédé dans l'aquitanien de la vallée du Rhône par *Populus oxyphylla* Sap. de Manosque (*6*) et par *Populus ovata* Sap. des argiles de Marseille (*7*).

Bibliographie. — *1*. Duhamel, *Tr. arbr. et arb.*, II, p. 185.
2. Mouillefert, *Tr. arbr. et arb.*, p. 1111. — Matthieu, *Fl. for. Algérie*, p. 426.

3. BOULAY 1, *Saint-Saturnin*, p. 184.

4. CAVARA, *Fl. Mongardino*, p. 740, Tav. III, f. 8.

5. HEER 1, *Fl. tert. helv.*, II, p. 16, Tab. LIV, f. 7 ; Tab. LVII, f. 1.

6. SAPORTA 2, Études S.-E. (*Ann. sc. n.*, 5e s., t. VIII, p. 74, Pl. VII, f. 1. — SAPORTA 29, *Manosque*, p. 70, Pl. XVIII, f. 4. — SAPORTA 31, *Fl. prov.*, p. 10.

7. SAPORTA, Ét. vég. S.-E. (*Ann. sc. nat.*, 5e s., t. IX, p. 27, Pl. III, f. 2-3). — Cf. SCHIMPER, *Tr. pal. vég.*, t. II, p. 681. — ZITTEL, *Paléoph.*, p. 448. — SAPORTA, *Orig. arbr.*, p. 189.

Groupe du *Populus euphratica.* (*Populus flaccida* N. Boul.)

(Fig. 12 dans le texte.)

1o La feuille de Théziers, — décrite et figurée sous ce nom par l'abbé Boulay (*1*), — et malheureusement unique, — nous paraît appartenir au groupe de *P. euphratica* Oliv. Nous représentons figure 12 dans le texte le spécimen fossile et figure 13 une feuille provenant de l'herbier du Muséum qui lui est particulièrement comparable. Signalons qu'en tous deux le limbe est rhomboïdal, atténué vers le pétiole, à marge entière ou à peine ondulée ; la nervation est peu saillante. L'empreinte fossile et l'auto-impression ne présentent nettement que la nervure principale et les secondaires. Deux paires de nervures rapprochées de la base forment avec la médiane un angle aigu et sont ensuite longuement ascendantes, camptodromes. Le réseau ultime est très fin ; des nervilles très serrées, en mailles très étroites, donnent à la feuille, — vue à l'œil nu, — un aspect chagriné, tandis qu'au binoculaire la surface du limbe paraît finement gaufrée.



Fig. 12. — *Populus flaccida* N. Boul. (Cf. *Flor. Théz.*, Pl. IV, f. 6).

2° Rapproché de *P. euphratica* Oliv., le *P. flaccida* N. Boul. apparaît comme le terme pliocène d'une série de feuilles que l'on trouve déjà représentée dans le crétacé d'Atane (*2*), au Groenland (*Populus Berggrini* Heer, *P. hyperborea* Heer, *P. Stygia* Heer, *P. Ornissa* Heer). Elle se retrouve dans le

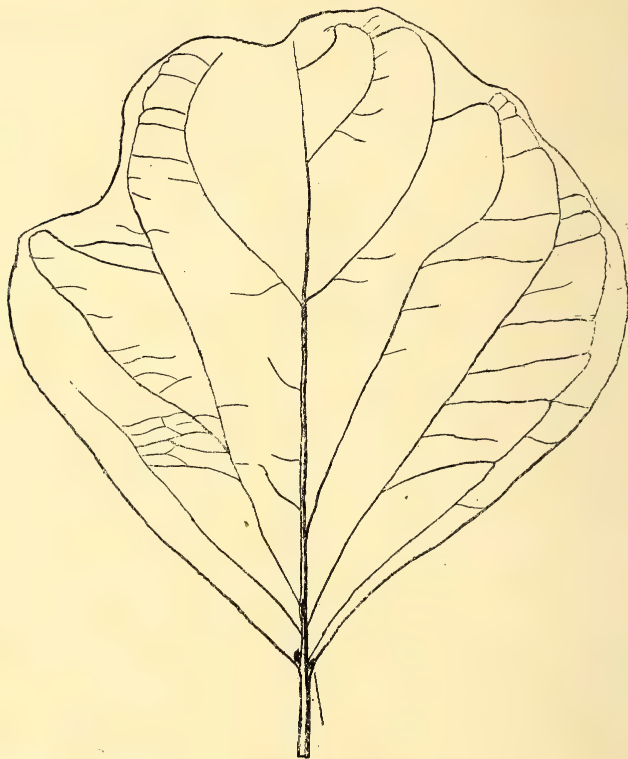


Fig. 13. — *Populus euphrdtica* Oliv. (Herb. Muséum, Paris).

tertiaire moyen d'Aix (*P. Heeri* Sap.) (*3*) ; plus tard, le même type se laisse reconnaître dans le *P. Massiliensis* Sap. et surtout dans le *P. mutabilis* Heer, considéré généralement comme l'ancêtre direct de *P. euphratica* Oliv. et recueilli en Provence (*4*), en Suisse (*5*), en Italie (*6*), dans les environs de Barcelone (*7*) ; elle paraît représentée encore en France par le *P. Gaudini* de Joursac (*8*).

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 31, Pl. IV, f. 6.
2. Heer 7, *Fl. foss. arct.*, VI ; *Fl. Atane*, p. 63-66, Taf. XVII, XIX, XL, XLV.

3. SAPORTA 27, Dern. adj. flor. Aix [*Ann. Sc. n.*, s. 7, t. X, p. 21, Pl. II, f. 9 ; Pl. IV, f. 10-14 (*Populus Heeri* Sap.)]. — SAPORTA 2, Arg. de Marseille [*Ann. sc. n.*, s. 5, t. IX, p. 30, Pl. II, f. 6-8, Pl. III, f. 1 (*P. Massiliensis* Sap.)].

4. SAPORTA 29, *Manosque*, p. 67, Pl. XIII, f. 10. — SAPORTA 31, *Flor. prov.*, p. 8.

5. HEER 1, *Fl. tert. helv.*, II, p. 19 ; III, p. 173 ; Taf. LX-LXIII.

6. MASSALONGO et SCARAB., *Fl. Senig.*, p. 243, Pl. VII, f. 22.

7. ALMERA 4, *Fl. alr. Barcel.*, p. 325.

8. MARTY 4, *Joursac*, p. 45, Pl. VIII, f. 8-9. — Cf. SCHIMPER, *Tr. pal. vég.*, II, p. 694 ; — ZITTEL, *Paléoph.*, p. 449. — SAPORTA, *Orig. arb.*, p. 185 ; Pér. vég. ép. tert. (*La Nature*, t. X, p. 43).

Fructifications de Salicacées.

Nous représentons (Pl. IV, f. 9) un chaton fructifère de Salicacée. Les traces de l'insertion du périanthe à la base de certaines capsules montrent qu'elles proviennent d'un *Populus*. Par leur forme, leurs dimensions, leur mode de déhiscence, elles nous paraissent semblables à celles de *P. euphratica* Oliv. et de *Populus mutabilis* Heer.

Le chaton mâle (Pl. IV, fig. 10) provient aussi probablement d'un Peuplier. Une détermination plus précise paraît impossible.

Bétulacées.

Alnus insignis (Gaud.) N. Boul.

(Pl. III, f. 8.)

1° Une feuille longue de plus de 6 centimètres sur $4^{cm},5$ de largeur. Limbe atténué en pointe au sommet, à base légèrement asymétrique. Huit paires de nervures secondaires en général alternes, parfois opposées, émergent de la médiane suivant un angle qui, pour les basilaires, est plus obtus que pour les nervures de la partie supérieure ; les nervures secondaires aboutissent aux dents principales de la marge, tandis que les dents intermédiaires reçoivent des branches tertiaires. D'autres tertiaires simples ou bifurquées délimitent entre les secondaires un réseau en échelle formé de mailles rectangulaires ou pentagonales.

2° Notre feuille de Théziers nous paraît particulièrement comparable avec les empreintes de Joursac rapportées

par M. Marty (*1*) à *Alnus insignis* N. Boul. (particul. f. 3). Cette dernière espèce, à laquelle l'abbé Boulay (2) a ramené *Betula insignis* Gaud. du Val d'Arno, a été reconnue par lui dans la flore du Mont-Dore. L'abbé Boulay et M. Marty admettent qu'*Alnus insignis* correspond à l'*Alnus viridis* qui croît dans les Alpes et s'étend sur les massifs montagneux et froids de l'Eurasie.

Bibliographie. — *1*. MARTY 4, *Fl. Joursac*, p. 28, Pl. III, f. 3-6.
2. BOULAY 6, *Fl. Mont-Dore*, p. 54, Pl. II, f. 1-4. — GAUDIN, *2e Mém.*, p. 39, Pl. X, f. 1-2.

Genre ALNUS.

Alnus stenophylla Sap. et Mar.

(Pl. V, f. 1-11 ; fig. 14 dans le texte.)

Dans leur étude de la flore de Vacquières (*1*), de Saporta et Marion représentent deux feuilles qu'ils rapportent à une espèce qui, — bien qu'alliée de près à *Alnus maritima* Nutt., à *A. orientalis* Decne, — constitue suivant ces auteurs un Aulne distinct de tous les Aulnes actuels : *Alnus stenophylla* Sap. et Mar.

Critiquant cette détermination (*2*), l'abbé Boulay fait de l'une des deux feuilles de ces auteurs un *Fraxinus* (Sect. *Ornus*, cf. Pl. XIV, f. 4) et ne retient comme feuille d'*Alnus stenophylla* que la deuxième (Cf. notre Pl. V, f. 11). De celle-ci, il rapproche trois feuilles recueillies à Théziers, tandis que, sous le nom d'*Alnus acutidens* N. Boul., il groupe une série de feuilles dont il donne la diagnose suivante : *Foliis simpliciter vel late ellipticis, basi breviter attenuatis vel rotundatis, non cordatis, margine denticulatis, dentibus minutis acutis et subitopatulis, æqualibus; petiolo tenui; nervis secundariis utrinque arcuatis longe ascendentibus, anastomosatis, vix in dentibus progredientibus.*

Depuis 1890, ont été recueillies à Théziers et à Saint-Marcel de nombreuses feuilles qui constituent une de nos séries les plus variées. Leur caractère le plus frappant est la forme du sommet du limbe ; celui-ci est brusquement tronqué et pré-

sente une échancrure au fond de laquelle s'élève une dent triangulaire qui reçoit l'extrémité de la nervure principale. Cette échancrure du sommet donne à nos feuilles une physionomie très caractéristique ; elle existe même dans la feuille représentée par de Saporta, — et que nous avons pu examiner au Muséum ; — et de même dans les feuilles figurées par l'abbé Boulay (f. 3-4, Pl. V, *Fl. Théz.*) ; le dessin de ces feuilles est défectueux, ainsi que l'on peut s'en assurer en comparant pour l'une d'entre elles notre photographie (Pl. V, f. 10) et le dessin de la *Flore de Théziers* (Pl. V, f. 4). Nous avons complété (fig. 11) le dessin de la feuille de Vacquières recueillie par de Saporta.

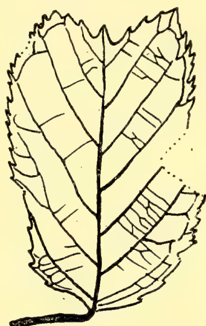


Fig. 14. — *Alnus stenophylla* Sap. et Mar. Saint-Marcel (Cf. pl. V, f. 1).

Pour le reste, le limbe est tantôt insensiblement atténué vers le pétiole, tantôt largement arrondi à la base ; parfois la feuille est presque rectangulaire. Les nervures secondaires, au nombre de cinq à sept paires, se détachent de la médiane sous un angle de 40° à 50°, et se rendent avec une courbure plus ou moins accentuée vers la marge; elles aboutissent parfois, — et particulièrement vers le sommet, — directement aux dents du contour, — qui sont petites et sensiblement égales ; ailleurs elles y pénètrent à peine, et les dents reçoivent des branches tertiaires issues soit des secondaires, soit des arcades qui les unissent près de la marge.

Des nervures tertiaires, — simples ou bifurquées, — relient les secondaires à angle droit ou selon une légère courbure. Le réseau ultime est formé de très fines mailles polygonales.

Nous avons représenté (Pl. V, f. 1-11) des feuilles de formes et de dimensions variées ; dans cette série se placent naturellement les feuilles d'*Alnus stenophylla* et *A. acutidens* publiées par de Saporta et par l'abbé Boulay.

2° *A. maritima* et *A. orientalis* ont été considérés par Saporta et Marion comme voisins d'*A. stenophylla*; mais le sommet des feuilles de ces espèces actuelles a une allure toute différente (Pl. V, f. 12). L'abbé Boulay dit que la plupart des

feuilles d'*Alnus stenophylla* et *A. acutidens* pourraient se rattacher à l'*Alnus serrulata* Wild. de l'Amérique du Nord. Nous n'avons observé sur aucune feuille de cette espèce le sommet tronqué et échancré de nos fossiles. Ce sont des rameaux d'*Alnus glutinosa* de Saint-Nectaire (Pl. V, f. 14-17) et d'autres du Jardin Botanique de Lyon (*id.*, f. 13) qui nous ont fourni les termes de comparaison les meilleurs : pour la forme du limbe, l'échancrure du sommet, la denticulation, le nombre

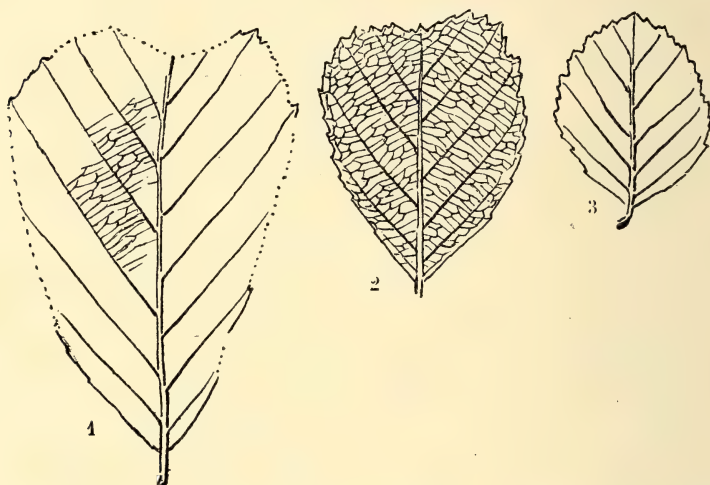


Fig 15. — *Alnus glutinosa* var. *Aymardi* Sap. de Ceyssac (spécimens du Musée Crozatier Le Puy ; dessins de M.-P. Marty.)

des nervures secondaires, le réseau tertiaire. Il convient cependant de noter quelques nuances : dans ces feuilles d'*Alnus glutinosa*, les dents sont un peu plus inégales que dans les empreintes fossiles, et les nervures secondaires se terminent rarement à la base des dents.

3° Dans leur travail sur Vacquières, de Saporta et Marion n'indiquent aucune empreinte fossile d'autres gisements comparable avec leur *Alnus stenophylla.* Plus tard, l'abbé Boulay écarte l'assimilation avec *Alnus Keferstenii* Ung., *A. occidentalis* Rér., *A. sporadum* v. *Phocœensis* Sap. Une forme d'*Alnus glutinosa* var. *orbicularis* a été recueillie dans les Cinérites du Cantal (*3*). Une autre feuille de la Mougudo (fig. 13 text., *loc. cit.*), — quoique incomplète, — présente dans sa forme et sa nervation quelques caractères voisins de ceux de

nos feuilles du Rhône. La ressemblance est encore plus frappante avec des spécimens du pliocène de Ceyssac, dont *Alnus glutinosa* est une forme dominante (*4*), — en particulier avec la feuille (fig. 15[2] text.) dont nous devons le dessin à l'obligeance de M. P. Marty. Des feuilles semblables au type de l'espèce ont été trouvées dans la flore des environs de Barcelone (*5*).

Bibliographie. — *1.* Saporta et Marion 2, *Fl. Vacq.*, p. 282, Pl. VII, f. 3-4.
2. Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 29, Pl. V, f. 3-5 (*Aln. stenophylla*), p. 27, Pl. V, f. 2 ; Pl. VI, f. 7-9 (*Aln. acutidens*).
3. Laurent 3, *Cinér. Saint-Vincent*, p. 123, Pl. IX, f. 5 ; fig. 10 (texte).
4. Saporta 18, *Monde des plantes*, p. 345, f. 109. — Saporta 31, *Fl. prov.*, p. 14.
5. Almera 4, *Fl. Barcel.*, p. 327.

Fruits d'Alnus.

(Pl. III, f. 9-11.)

Les strobiles recueillis à Vacquières et à Théziers présentent deux formes distinctes (*1*).

Les premiers sont ovoïdes (Pl. III, f. 10) (14 millimètres de longueur sur 10 millimètres de largeur) ; ils sont portés par des pédoncules grêles ; leurs bractées se désarticulent facilement. Par la forme et la taille, ils ressemblent aux strobiles de l'*A. viridis.*

Les autres sont globuleux (Pl. III, f. 11) (environ 14 millimètres de diamètre) ont des pédoncules épais et rappellent les strobiles d'une variété d'*Alnus glutinosa* d'Algérie observés dans l'Herbier du Muséum : *Alnus glutinosa* var. *latifolia.*

Ces rapprochements ne sont qu'hypothétiques : les strobiles actuels d'*Alnus* présentent, en effet, ausein d'une même espèce, des variations considérables dans la forme et les dimensions.

Bibliographie. — *1.* Cf. Sap. et Mar. 2, *Fl. Vacq.*, Pl. VII, f. 5. — Boulay 4, *Fl. Théz.*, p. 30, Pl. III, f. 7.

Corylacées.

Genre Carpinus.

Carpinus aff. *betulus* L. et *C.* aff. *orientalis* Lam.

(Pl. III, f. 3-7.)

Nous possédons de Théziers (*1*) et de Saint-Marcel une série importante de spécimens qui sont comparables avec des feuilles de *Carpinus*. La détermination des empreintes foliaires appartenant à ce groupe est difficile (*2*). En l'absence de fruits qui seraient nécessaires pour appuyer une spécification rigoureuse, nous ne pouvons que noter les ressemblances de nos feuilles avec celles d'autres gisements.

La grande feuille (Pl. III, f. 5), à la base subarrondie, à 13-14 paires de nervures secondaires, nous amène à *Carpinus grandis* Ung., tel celui de la Cerdagne (*3*), à *C. betulus* L., tels les spécimens du Mont-Dore et de Joursac (*4*), telle aussi la feuille actuelle de *C. betulus* représentée par M. Laurent, dans la flore des Cinérites de Saint-Vincent (Pl. V, f. 3).

Les feuilles 4, 6, 7, plus petites, atténuées au sommet et à la base, sont bien proches du type *orientalis* (*5*), tel qu'il a été rencontré au Mont-Dore, à Joursac, et du type *suborientalis* (*6*) des cinérites de Saint-Vincent.

D'après ces rapprochements, certaines feuilles de la vallée du Rhône présentent des affinités avec le Charme de nos pays, *C. betulus;* d'autres sont plus voisines de *C. orientalis*. La présence simultanée de ces deux espèces est d'ailleurs un fait acquis pour le gisement du Mont-Dore, où l'on a trouvé leurs fruits (*7*).

Notons enfin qu'il n'est pas impossible que le genre *Ostrya*, abondamment représenté par des feuilles et des fruits dans le miocène supérieur des environs de Privas (*8*), — de même d'ailleurs que le genre *Carpinus*, — ait continué de se développer aux abords du Rhône durant le plaisancien. La feuille 3 à base asymétrique et à dents aiguës pourrait être une feuille d'*Ostrya* (*9*).

Bibliographie. — *1*. Cf. Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 32, Pl. V, f. 6-7.
2 Laurent 3, *Cinérites de Saint-Vincent*, p. 127.

3. Rérolle, *Fl. Cerdagne*, Pl. III, f. 8.
4. Boulay 6, *Fl. Mont-Dore*, Pl. II, f. 11. — Marty 4, *Joursac*, Pl. IV, f. 16-17.
5. Boulay 6, *Fl. Mont-Dore*, Pl. III, f. 1. — Marty, *loc. cit.*, Pl. IV, f. 4.
6. Laurent, *loc. cit.*, Pl. IX, f. 6.
7. Boulay 6, *Fl. Mont-Dore*, Pl. III, f. 2, 7.
8. Boulay 3, *Fl. env. Privas*, p. 15.
9. Cf. Schimper, *Tr. pal. vég.*, II, p. 586 et sq. — Zittel, *Paléoph.*, p. 408.

Fagacées.

Genre Fagus.

Fagus pliocenica Sap.

(Pl. VI, f. 1-5.)

1° Les caractères les plus saillants de la série de feuilles recueillies à Saint-Marcel et que nous rapportons au genre *Fagus* sont les suivants : le rapport des deux dimensions est environ un demi ; le bord est entier, légèrement sinueux, ondulé, très rarement denté ; aucune empreinte ne présente moins de 9 paires de nervures secondaires ; on en rencontre parfois 10 ou même 11 paires.

Nous possédons en outre deux faînes, la première à 16 millimètres de longueur sur 8 de largeur ; la deuxième, 14 sur 6. Ces faînes sont identiques à celles de *Fagus silvatica*.

2° Par leur forme, leurs dimensions, leur nervation, nos feuilles se placent dans la série du *Fagus pliocenica* Sap., et tout particulièrement près des feuilles du Cantal (*1*) et de Cerdagne (*2*).

Les caractères et les affinités du Hêtre pliocène ont été longuement discutés par G. de Saporta, Rérolle, Krasan, Ettingshausen, Schimper, Fliche, Nathorst, MM. Marty et Laurent (*3*).

Rappelons seulement que, résumant et complétant les travaux antérieurs, M. Laurent a ramené au *Fagus pliocenica*,— considéré comme bien plus proche du *Fagus silvatica* de l'Eurasie que du *Fagus ferruginea* de l'Amérique du Nord, — un certain nombre d'espèces paléontologiques : *Fagus Deucalionis* Ung., *F. Feroniæ* Ung., *F. Marsiglii* Ung., *F. attenuata* Goepp., *F. horrida* Lud. : « formes fossiles généralisant une particularité qui, à l'heure actuelle, se retrouve sur

le type vivant soit à l'état exceptionnel, soit à l'état presque normal, quand les conditions lui sont favorables ».

3° Parmi les multiples formes du *Fagus silvatica* qui se rencontrent actuellement dans l'ancien Continent, nous en avons relevé une dans l'Herbier du Muséum de Paris, qui nous a paru intéressante à retenir : *Fagus orientalis* Lipsky (*4*); les feuilles de ce Hêtre par le contour du limbe et la nervation correspondent bien à celles de nos flores du tertiaire supérieur. Il suffira de comparer aux feuilles (fig. 16 dans le texte) les empreintes de Saint-Marcel (Pl. VI, f. 3-5); de même les spécimens de Cerdagne, du Cantal et de Sinigaglia (*5*).

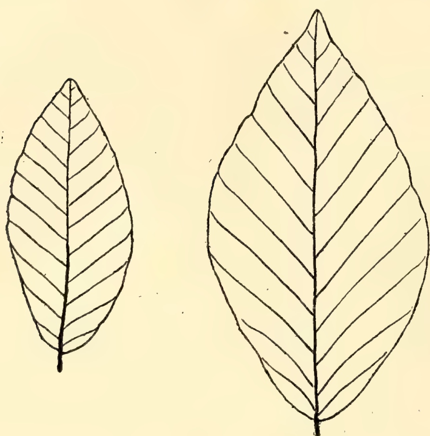


Fig. 16. — *Fagus orientalis* Lipsky (feuilles légèrement réduites) (Herb. du Muséum Paris).

Le Hêtre est l'un des éléments les plus importants de la flore pliocène. « Nous le rencontrons partout, écrit de Saporta (*6*); cet arbre doit être pour nous l'indice le plus précieux du climat que possédait l'Europe d'alors et qui lui permit de conserver dans une association harmonieuse les éléments qui constituent les plus riches forêts du Nord, combinés avec ceux qui entrent dans la composition des massifs boisés des îles Canaries et des confins de la région caucasienne. »

Bibliographie. — *1*. Laurent 3, *Cinér. Saint-Vincent*, p. 129, Pl. I, f. 3-5 ; Pl. V, f. 1 ; fig. 15-18 texte. — Laurent 5, *Fl. de Niac*, p. 37. — Marty 4, *Joursac*, p. 32, Pl. V, f. 5-16. — Marty 6, *Capels*, p. 17, Pl. III, f. 4. — Marty 7, *Las Clausades*, p. 8, Pl. II, f. 8-17.

2. Rérolle, *Fl. Cerdagne*, p. 258, Pl. V, f. 1-7.

3. Cf. de Saporta 9, *Végétation pliocène*, 1873, p. 224 — De Saporta 16, Étud. clim. et fl. tert. (*Congrès A. F. A. S. Le Havre*, 1877). — De Saporta 22, *Nouv. Observ. fl. de Mogi*, p. 88, 1884. — De Saporta 26, *Orig. des arb.*, p. 150. — Krasan, *Plioc. Buch. d'Auvergne*, p. 45. — Ettingshausen 13, *Die Formelem. d. Europ. tert. Buche*, p. 13. — Fliche 2, *Ét. sur la nervation*, p. 20. — Nathorst 2, *Ueb. alw. geb. Blatt. d. Rotbuche*. — Schimper, *Tr. p. vég.*, II, p. 601. — Zittel, *Paléoph.*, p. 413.

4. Cf. Schneider, III, *Handb. d. Laubholz.*, I, p. 152.
5. Massal., *Fl. Senig.*, p. 201, Tav. XXI, f. 18 ; XXX, f. 9 ; XXXII, f. 5. — Principi, *Fl. Senig.*, p. 40-42, f. 2-3.
6. Saporta 14, Périod. vég. tert. (*La Nature*, t. X, p. 261).

Genre Quercus.

Quercus drymeia Ung.

(Pl. VI, f. 10-13 ; et fig. 17 dans le texte)

1° Une série de feuilles, environ quatre fois plus longues que larges, atténuées insensiblement en longue pointe ; base arrondie, parfois un peu asymétrique ; le contour, entier sur le tiers ou la moitié inférieure du limbe, présente plus haut des dents spinuleuses. Une douzaine de nervures secondaires, droites ou arquées, émergent suivant un angle de 30°-55° ; l'angle d'émergence est souvent plus ouvert à la base de la feuille. Camptodrome dans la partie entière du limbe, la nervation est craspédodrome dans la portion dentée. Les nervures tertiaires sortent des secondaires à angle presque droit ; elles sont simples ou bifurquées et réunies par des transversales qui avec elles dessinent des espaces pentagonaux ou rectangulaires remplis par un réseau ultime serré (*1*).



Fig. 17. — *Quercus drymeia* Ung. — 1, Saint-Marcel ; 2 et 3, Rochessauve.

2° De nombreuses feuilles semblables à celles de Saint-

Marcel et Théziers ont été trouvées dans les gisements pontiens des environs de Privas et particulièrement à Rochessauve (*2*). L'une d'entre elles a été représentée par l'abbé Boulay dans sa *Notice sur la Constitution géologique des environs de Privas* (fig. 9) (Cf. notre fig. 17^2 texte).

La même forme du Chêne est abondamment représentée, en Italie, dans le gisement du Val d'Arno (*3*). Aux variétés de *Quercus drymeia* distinguées par Gaudin, l'abbé Boulay réunit *Q. Laharpii* (Pl. III, f. 5 et 10). Toutes ces feuilles sont, d'après lui, des formes telles qu'on les peut rencontrer sur le même arbre.

Comme il est compris par Gaudin, Boulay et nous-même, le *Q. drymeia* constitue un type assez nettement défini, semble-t-il. Parmi les autres feuilles fossiles qui nous paraissent pouvoir être rapprochées des nôtres, signalons : les empreintes des environs de Barcelone, déterminées par l'abbé Boulay (*4*), celles de Sinigaglia (*5*), de Parschlug (*6*) en Styrie, de Suisse (*7*) (Œningen) ; pour celles de Sotzka (*8*), Boulay doute que la plante soit la même que celle du Val d'Arno et du Rhône (*9*).

3° Largement répandu en Europe durant le miocène, le *Quercus drymeia* a disparu de nos pays depuis l'époque pliocène ; les formes actuelles comparables se retrouvent dans l'Amérique centrale et en Extrême-Orient.

Unger (*10*) cite comme termes de comparaison : *Quercus lancifolia* Schlecht. et Cham., *Q. xalapensis* Humb. du Mexique. Cependant *Q. lancifolia* (*11*) a les dents beaucoup plus fortes et plus larges, moins acuminées. Les nervures de *Q. xalapensis* (*12*) sont beaucoup plus distantes, et le sommet du limbe est plus large.

Plusieurs espèces sont signalées par Ettingshausen comme voisines de *Q. drymeia* (*13*) : *Quercus persica* Jaub. et Spach. (*l. c.*, g. *Quercus*, Taf. I, f. 10 et f. 11) ; *Q. regia* Lindl. (*id.*, Taf. I, f. 8, 9) ; *Q. castaneæfolia* C. A. Mey. (*id.*, t. II, f. 13-15) ; *Q. chinensis* Bunge (*id.*, Taf. X, f. 4, 5) ; *Q. serrata* Thunb. (*id.*, Taf. IX, f. 4, 5) ; *Q. Libani* Oliv. (Cf. notre Pl. XV, f. 15) (*14*).

De tous ces Chênes auxquels l'abbé Boulay (*15*) ajoute *Q. Sartorii* Liebm. du Mexique (Cf. notre Pl. XV, f. 13),

c'est le *Q. serrata* qui lui paraît par la forme, la nervation, la denticulation, le plus voisin de *Q. drymeia* (*16*). *Q. serrata* Thunb. est une espèce d'Extrême-Orient qui se rencontre en Chine, au Japon et paraît y prospérer dans les sables argileux du littoral (Nippon).

Bibliographie. — *1.* Cf. Ettingshausen 14, *Nerv. Blatt. d. G. Quercus*, p. 9.
2. Boulay, *Fl. Théziers*, p. 48; *Fl. pliocène v. Rhône*, p. 17; *Not. Fl. env. Privas*, p. 17; *Not. Const. géol. env. Privas*, f. 9.
3. Gaudin, 2e *Mém.*, p. 45, Pl. III, f. 5-10; Pl. IV, f. 1, 3, 6, 7.
4. Almera 4, *Fl. alr. Barcelone*, p. 328.
5. Massalongo, *Fl. e. Senigagl.*, p. 186, t. XXIV, Tav. VII. — Principi, *Malpighia*, p. 44.
6. Unger 1, *Chl. protog.*, p. 113, Taf. XXXII, f. 1-2.
7. Heer 1, *Fl. tert. helv.*, Taf. LXXV, f. 18-19.
8. Unger 2, *Fl. v. Sotzka*, Taf. IX, f. 1-2.
9. Notes manuscrites.
10. *Chl. protog.*, p. 114.
11. Œrsted, *Étud. prél. sur Cupul.*, t. VII, f. 6.
12. Ettingshausen 5, *Blattsk. d. Apet.*, t. X, f. 5.
13. Ettings., *Nerv. G. Quercus*, p. 34-37.
14. Cf. de Saporta 26, *Orig. des arbr.*, p. 167. — Schimper, *Tr. pal. vég.*, II, p. 638. — Zittel, *Paléoph.*, p. 248.
15. Notes manuscrites.
16. Cf. quelques termes de comparaisons, Pl. XV, f. 13, *Q. Sartorii*; f. 14, *Q. serrata*; f. 15, *Q. Libani.*

Série du « Quercus mediterranea » Ung.

L'abbé Boulay signale dans la liste de Saint-Marcel (1) *Q. mediterranea* Ung. Déjà de Saporta avait signalé la même forme à Eurre parmi les empreintes que Fontannes avait soumises à son examen (2). « Cette espèce, écrit-il, représente le Chêne vert miocène et tient le milieu entre les formes *Ilex* et *Coccifera*, et peut-être est-il la tige commune des deux. »

A la vérité, il est souvent difficile de rapporter à l'une ou l'autre des espèces actuelles les empreintes dénommées *Q. mediterranea*.

Cependant, il y a entre les feuilles actuelles de *Q. Ilex* et celles de *Q. coccifera* des différences assez marquées

(1) Append., *Flor. Mont-Dore*, p. 102.
(2) Fontannes 14, *Marn. à Brissopsis*, *Eurre*, p. 434.

(Cf. Pl. VIII, f. 1-3, 9) ; les feuilles de *Q. coccifera* sont moins polymorphes que celles de *Q. Ilex.* En général de petite taille, brièvement pétiolées, cordiformes, elliptiques ou ovales, elles sont garnies de dents spinuleuses, à base large, divariquées comme celles du Houx. Les nervures secondaires souvent très flexueuses, forment avec la principale un angle ouvert, parfois presque droit, même dans la partie supérieure du limbe. Dans le *Quercus Ilex*, les feuilles atteignent de grandes dimensions ; leur contour est souvent entier, du moins en partie, et la marge est parfois repliée vers la face inférieure. Les nervures secondaires forment avec la principale un angle aigu 55°-45°. Ce dernier caractère est l'un de ceux que fait ressortir Kotsky dans son ouvrage sur les Chênes d'Europe (Tab. 29, fig. *h, Q. coccifera.*, et Tab. 38, fig. *g, Q. Ilex*). Un autre caractère est la complication plus grande du réseau tertiaire et quaternaire dans le *Q. coccifera*, où des intercalaires et des bifurcations des secondaires interviennent bien plus que dans le *Q. Ilex.*

Avec les variétés que présentent les feuilles de Chêne, ces caractères ne fournissent pas sans doute un critérium absolu. Il nous semble cependant qu'ils permettent de distinguer dans nos feuilles deux séries, l'une appartenant au *Q. Ilex*, l'autre au *Q. coccifera.*

Quercus Ilex.

(Pl. VIII, f. 1-3 ; f. 4-8.)

1° Les feuilles actuelles du *Quercus Ilex* sont très polymorphes. Celles que nous représentons proviennent d'un pied buissonnant des environs de Cannes. Elles suffiront à montrer l'allure de la nervation et surtout à quel point peuvent varier la forme, le contour du limbe et la longueur du pétiole.

2° L'abbé Boulay a signalé dès 1890 (*1*) l'existence du *Q. Ilex* à Théziers. « Une feuille complète, — dont l'attribution me semble au moins très probable, — correspond aux feuilles obovées, vivement dentées, que l'on rencontre de nos jours dans le Midi sur certaines formes de Chêne vert buissonnant. » Nous n'avons pu identifier la feuille que l'abbé Boulay avait

ainsi en vue ; mais nous possédons une série d'autres feuilles qui doivent être rapportées au *Q. Ilex:* feuilles dentées (Pl. VIII, f. 4 et 5) ; feuilles entières (f. 6 et 8) ; feuille à base entière, à partie supérieure dentée (f. 7).

3° Le *Quercus Ilex* est assez fréquent dans les flores fossiles, surtout dans celles du tertiaire supérieur. Il a été signalé parfois *sous ce nom spécifique.* A propos des feuilles qu'il a trouvées dans des tufs volcaniques pleistocènes de Lipari, Gaudin (*2*) écrit : « On juge au premier coup d'œil que ces feuilles appartiennent au *Q. Ilex* si répandu dans la région méditerranéenne. » La feuille f. 11 est comparable à notre feuille f. 4 (Pl. VIII).

Fliche et Bleicher (*3*) le rencontrent à Monte-Mario. Le Chêne vert de ce gisement appartient à un type différent de celui de la vallée du Rhône. C'est une forme remarquable, semblable à celle que ces paléontologistes ont observée aux environs de Riva, près du lac de Garde, où elle se développe « dans une atmosphère constamment humide, avec une température suffisamment élevée sans rien d'excessif ». Bleicher et Fliche considèrent cette forme comme identique au *Q. Ilex* L. *græca* trouvé par Gaudin dans les Travertins toscans, et considéré par lui, — à tort, disent-ils, — comme un hybride entre *Q. Ilex* et *Q. sessiliflora.*

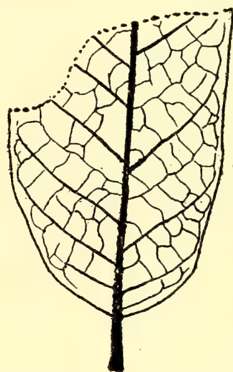


Fig. 18. — Feuille du Mont-Charay, nommée par l'abbé Boulay *Quercus præcursor* Sap. et Mar. — *Q. Ilex?*

Le *Q. Ilex* a été signalé encore sous ce nom dans le Val d'Arno supérieur (*4*), à Mongardino (*5*), dans les environs de Barcelone (*6*).

Plusieurs Chênes fossiles — *de noms divers* — peuvent être ramenés au *Q. Ilex : Q. præcursor* Sap. et Mar. (*7*). Les différences entre les feuilles fossiles de Meximieux et les feuilles actuelles sont peu sensibles, trop faibles pour ne pas être l'indice d'une parenté très étroite entre *Q. Ilex* et *Q. præcursor.* Les feuilles de Meximieux sont la plupart comparables à notre feuille longue, de Cannes (Pl. VIII, f. 3). Le même Chêne se retrouve dans le pontien des environs de Privas (*8*).

Parmi les échantillons déterminés par l'abbé Boulay s'en trouve un nommé *Q. præcursor* Sap. et Mar. (du Mont-Charay) (fig. 18 dans le texte). Il nous paraît concorder avec les feuilles actuelles et fossiles de *Q. Ilex*, à base arrondie et à contour entier, que nous représentons f. 3, 6 et 8.

« Le *Quercus præilex* Sap. du Mont-Charay (*9*) et de la Cerdagne dénote une forme très voisine de notre Yeuse » : d'une correspondance échangée en 1890 entre l'abbé Boulay et de Saporta, il ressort que les documents rapportés au *Q. præilex* proviennent —non pas du Mont-Charay— mais de Rochessauve (*10*). La feuille représentée (*Monde des plantes*, p. 308, fig. 93, 5) a la partie supérieure du limbe dentée, — comme il arrive assez souvent dans l'espèce actuelle, — elle suffit à montrer que *Q. Ilex* se trouve dans le deuxième gisement pontien des environs de Privas.

Rérolle (*11*) fait remarquer que la ligne de démarcation entre son *Q. præilex* de Cerdagne et le Chêne vert qui vit de nos jours en Roussillon et en Provence est des plus malaisées à tracer, les feuilles de ce dernier étant extrêmement variables. A côté de *Q. præilex*, Rérolle signale *Q. denticulata* Rér. (Pl. IX, f. 4, p. 267); il le trouve surtout semblable au *Q. ballota* Desf. du nord de l'Afrique. Par là, Rérolle revient encore au groupe des *Ilex*, dont *Q. ballota* n'est qu'une variété.

Nous n'avons pas eu l'occasion d'examiner l'empreinte d'Eurre nommée par de Saporta *Q. mediterranea.* Nous avons recueilli nous-même à Eurre une feuille qui nous paraît rentrer dans la série de *Q. Ilex.*

Parmi les feuilles fossiles dénommées par les paléontologistes *Q. mediterranea*, certaines nous paraissent pouvoir être rapportées plutôt au groupe de *Q. Ilex;* nous signalons les feuilles de Joursac (*12*), celles de Parschlug (*13*), Sinigaglia (*14*).

Enfin, parmi les plus anciennes formes qui représentent le Chêne vert dans les gisements tertiaires, signalons après de Saporta (*15*), à Aix (*16*) *Q. antecedens* Sap., *Q. ilicina* Sap.; à Sotzka (*17*), *Q. urophylla*, dans la région de l'Ambre (*18*) *Q. subsinuata* Casp. A Schossnitz, *Q. integrifolia*, *ovalis*, *similis* Goepp. (*19*) pourraient dénoter une race tertiaire

d'*Ilex* à feuilles entières, en rapport avec l'humidité du climat de cette localité. Notons cependant que ces dernières formes de Silésie sont considérées par Heer et Krausel comme très douteuses (*20*).

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 48.
2. Gaudin, 5e *Mém.*, p. 9, Pl. III, f. 7-11.
3. *Fl. Monte Mario*, p. 14, f. 9.
4. Ristori, *Val d'Arno*, p. 25.
5. Cavara, *Fl. Mongardino*, p. 728 ; Taf. I, f. 5, 6, 14, 16, 17 ; Taf. II, f. 1, 2
6. Almera 4, *Fl. Barcelone*, p. 328.
7. Sap. et Mar. 3, *Meximieux*, p. 97, Pl. XXIV, f. 1-10. — 26, *Orig. arbr.* p. 171. — 18, *Monde des plantes*, p. 378.
8. Boulay 3, *Fl. env. de Privas*, p. 18.
9. Saporta 26, *Orig. arbr.*, p. 171.
10. Dans son étude sur les rapports de l'ancienne flore avec celle de la région provençale actuelle, de Saporta (31) note que le gisement de Rochessauve avait été confondu autrefois avec celui du Mont-Charay.
11. Rérolle, *Cerdagne*, p. 265, Pl. IX, f. 1-3.
12. Marty 4, *Joursac*, p. 38, Pl. VI, f. 11, 12.
13. Unger 1, *Chlor. protog.*, p. 114, Taf. XXXII, f. 6-8. — 3, *Iconogr.*, Taf. XVIII, f. 1-3.
14. Massal. et Scar., *Fl. Senig.*, p. 190, Pl. XXXIV, f. 23.
15. Saporta, *Orig. d. arbr. et arb.*, p. 170.
16. Saporta 2, Gypses d'Aix, Suppt *Ann. sc. nat.*, 5e s., t. XVIII, p. 37, Pl. VII, f. 14-16 (*Q. antecedens*)]. — Id. 27, Dern. adj. Fl. Aix [*Ann. sc. n.*, s. 7, t. X, p. 19, Pl. III, f. 4 (*Q. ilicina*)].
17. Unger 3, *Iconogr.*, p. 36, Taf. XVIII, f. 11.
18. Goepp., *Die Flora v. Bernst.*, p. 23, Taf. II, f. 6-7.
19. Goepp., *Fl. v. Schossnitz*, t. VI, f. 6-8.
20. Krausel, *Pfl. Schles.*, p. 135.

Quercus coccifera L.

(Pl. VIII, f. 9-11.)

Nous avons, en 1912 (*1*), fait une étude détaillée de *Q. coccifera* L. de Saint-Marcel et de Rochessauve. Ce Chêne, — dont nous représentons deux feuilles de Saint-Marcel, — est disséminé aujourd'hui autour de la Méditerranée, du Portugal, jusqu'à l'Asie Mineure, et particulièrement en terrains arides, dans les garrigues. Rappelons que *Q. coccifera* a été rencontré à Joursac (*2*) et, sous des noms divers, à Erdobenye, à Parschlug; à Kumi ; *Q. szirmayana* (*3*) Kov., *Q. mediter-*

ranea (*4*) Ung. (*pro parte*). De même, *Q. sclerophyllina* Heer (*5*), de Suisse (Saint-Gall), d'après Heer et Schimper, est analogue à *Q. coccifera*, et de Saporta voit l'ancêtre présumé de ce Chêne dans *Q. spinescens* (*6*) Sap. d'Aix.

Bibliographie. — *1.* DEPAPE 1, Note sur quelques Chênes, p. 3, f. 2, Pl. XI, f. 5-10 (*R. g. Bot.*, 1912).

2. MARTY 4, *Joursac*, p. 39, Pl. VI, f. 14.

3. KOVATS, *Fl. v. Erdobenye*, p. 21, Taf. II, f. 1-5.

4. UNGER 1, *Chl. protog.*, p. 114, Taf. XXXII, f. 5. — *Iconogr.*, Taf. XVIII, f. 5, 6 ; *Fl. v. Kumi*, p. 28, Taf. VI, f. 8, 10, 11, 17, 19.

5. HEER 1, *Fl. tert. helv.*, II, p. 54, Taf. LXXVII, f. 7-8. — SCHIMPER, *Tr. pal. vég.*, II, p. 647. — ZITTEL, *Paléoph.*, p. 429.

6. SAPORTA 27, Dern. adj. Flor. Aix (*Ann. sc. n.*, s. 7, t. X, Pl. II, f. 14). — ID. 31, *Flor. provenç.*, p. 4.

Série du « Quercus hispanica » Rér.

(Pl. VII, f. 5-10 ; fig. 19 et 20 dans le texte.)

En 1912 (*1*), nous avons groupé sous le nom de *Quercus Mirbeckii* Dur. une série d'empreintes semblables à des feuilles fossiles trouvées dans un grand nombre de gisements tertiaires (Mont-Dore, cinérites du Cantal, Joursac, Rochessauve, Cerdagne, Val d'Arno, Sinigaglia, Mongardino, Schossnitz, Gleichenberg), feuilles rapportées au genre *Quercus*, mais avec les dénominations spécifiques les plus diverses : *Quercus etymodrys* Ung., *Q. lucumonum* Gaud., *Q. scillana* Gaud., *Q. pseudocastanea* Goepp., *Q. Parlatorii* Gaud., *Q. Cardanii* Mass., *Q. senogalliensis* Mass., *Q. hispanica* Rér., *Q. Mirbeckii* var. *antiqua* Sap.

Pour la désignation collective de tous ces Chênes, MM. Marty et R. de la Vaulx (*2*), dans leur revision de la flore fossile des environs de Varennes, adoptent le nom synthétique de *Q. hispanica* Rér., et ils voient en ce Chêne l'ancêtre commun à gamme foliaire très étendue de trois espèces actuelles *Q. sessiliflora* Sm., *Q. Mirbeckii* Dur., *Q. lusitanica* Webb., lesquelles, à peine différenciées par un cantonnement relatif et récent, se lient les unes aux autres par des formes de passage si graduellement ménagées qu'il est souvent malaisé de les distinguer par leurs seules feuilles.

La comparaison des feuilles de ces espèces, — dont nous donnons des spécimens moyens (Pl. VII), — permet de noter les caractères suivants (*3*) :

Quercus sessiliflora : lobes peu nombreux (4-6), arrondis, sinus profonds ; 6-7 nervures secondaires, inégales, non parallèles, avec intercalaires se dirigeant vers le sinus interlobaire ou se confondant bientôt avec le réseau tertiaire lâche et irrégulier.

Quercus lusitanica : feuilles régulièrement crénelées ou



Fig. 19. — *Quercus hispanica* Rér. — 1, feuille du type *sessiliflora* ; 2, feuilles du type *Mirbecki*, Saint-Marcel.

dentées ; bord supérieur des dents souvent concave et bord inférieur convexe ; sinus peu profonds ; 10-12 paires de nervures secondaires droites, parallèles ou subparallèles, sans intercalaires, réseau tertiaire régulier, en échelle.

Quercus Mirbeckii Dur. est considéré par de Candolle, M. Trabut, comme une sous-espèce de *lusitanica*, remarquable par ses feuilles souvent très amples, ses dents aux deux bords convexes, séparées par des sinus peu profonds ; 9-15 nervures secondaires, droites, parallèles, sans intercalaires et réseau tertiaire en échelle.

Il existe de nombreuses variations dans les feuilles de ces

trois Chênes. Signalons en particulier celles que M. Trabut a fait ressortir pour le *Q. Mirbeckii* d'Algérie, « que ses caractères propres permettent à peine de séparer des formes du *Q. sessiliflora* ». Notons encore que les jeunes plants de *Q. Mirbeckii* Dur. ressemblent beaucoup à ceux de *Q. sessiliflora* (*4*).

C'est parce qu'il est difficile de faire la distinction entre ces multiples variations foliaires que Rérolle (*5*) a réuni les Chênes de Cerdagne sous le nom de *Q. hispanica* et indique seulement les affinités plus ou moins grandes de certaines empreintes avec les *Q. lusitanica*, *robur* et *Mirbeckii*. Il est intéressant de noter que, parmi les feuilles de Saint-Marcel, la variété est plus grande qu'en Cerdagne. Les trois types moyens que nous avons distingués dans les feuilles actuelles sont nettement représentés :

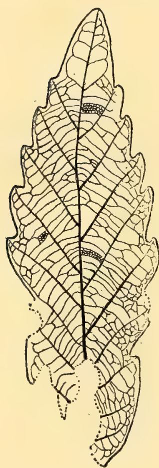


Fig. 20. — *Quercus hispanica* Rér. : feuille du type *lusitanica* (Cf. f. 2, Pl. VII, Saint-Marcel).

1° Se rapprochent plus particulièrement du type *Mirbeckii* les feuilles représentées en 1912 : Pl. XI, f. 12 ; Pl. XII, f. 15, 17, 18, 19 ; fig. 5, 6 A du texte ; — les feuilles f. 8, Pl. VII et fig. 19² dans le texte, du présent travail.

2° D'autres sont plus voisines de *Q. lusitanica* par exemple (Pl. XII, f. 14 *Rev. gén. Bot.* 1912 ; et la feuille fig. 20 ci-contre) ;

3° D'autres enfin sont du type *sessiliflora*, et en particulier une feuille recueillie à Saint-Marcel (Pl. VII, f. 10), depuis la publication de notre note sur la flore de la vallée du Rhône. Cette feuille est du même type que *Q. robur pliocenica* Laur. du Cantal (*6*) et que *Q. Lamottei* (*7*) du Mont-Dore.

Les feuilles (Pl. VII, f. 5-7, et fig. 19¹ du texte), par le petit nombre de leurs lobes et de leurs nervures, sont aussi plus proches de *Q. sessiliflora* que de toute autre forme. Elles sont par ailleurs identiques à des formes attribuées par Rérolle au *Q. hispanica*.

Dans les flores fossiles d'Italie (*8*), de Cerdagne (*9*), du Massif Central (*10*), les empreintes de feuilles semblables

aux nôtres oscillent de même entre le *Q. lusitanica*, *Mirbeckii*, *sessiliflora.* Il convient cependant de remarquer qu'au Mont-Dore le type du *Q. Mirbeckii* nous paraît le plus fréquent et très nettement réalisé. Par ses dimensions, la forme des lobes, l'allure de la nervation, la feuille que nous figurons ici (fig. 21 dans le texte), trouvée après la publication de la flore du Mont-Dore en 1892 par l'abbé Boulay, représente bien ce type, assez répandu et très ancien, si on en rapproche également certaines feuilles des terres arctiques, comme *Quercus groenlandica* (*11*) Heer, du Groenland et du Spitzberg et *Q. Furuhjelmi* (*12*) Heer de l'Alaska.

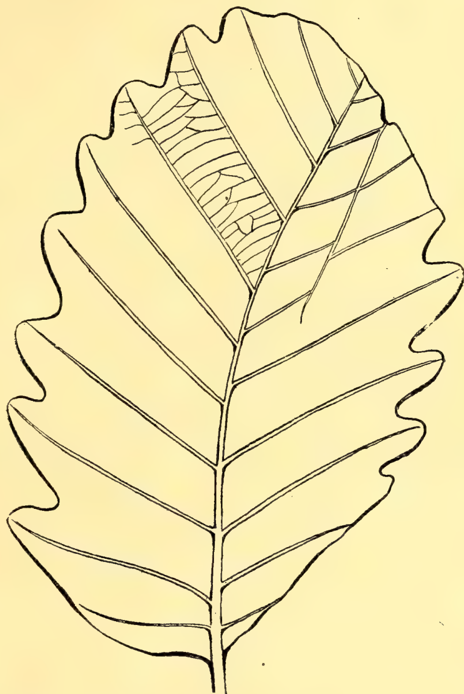


Fig. 21. — Feuilles de *Quercus*, type *Mirbeckii*, du Mont-Dore. — Réd. 1/2.

Bibliographie. — *1.* Depape 1, *Note sur quelques Chênes mioc. et plioc.*, p. 6, Pl. XI, f. 11-12 ; Pl. XII, f. 13-20.

2. De la Vaulx et Marty, *Nouvelles rech. sur la flore de Varennes*, p. 290.

3. Cf. de Candolle, *Prodr.*, XVI. — Mathieu, *Flor. forestière.* — Trabut, *Variat. du Q. Mirbeckii en Algérie.* — Mouillefert, *Trait. des arbr. et arbriss.*

4. Hickel, *Gr. et plant. Angiosp.*, p. 147.

5. Rérolle, *Fl. Cerdagne*, p. 268, Pl. VI, f. 1-11.

6. Laurent 3, *Cinérites Saint-Vincent*, p. 136, Pl. X, f. 1.

7. Saporta 30, *Rev. pal. vég.*, 1893, Pl. VI, f. 4.

8. Gaudin et Strozzi, *1er Mém.*, p. 32, Pl. VII, f. 2 ; *2e Mém.*, p. 43, Pl. III, f. 11, 13, 14 ; IV, f. 11-13, 15 ; X, f. 12 ; *6e Mém.*, p. 13, Pl. III, f. 11. — Cavara, *Mongardino*, p. 730, Tav. II, f. 9, 10. — Massalongo, *Fl. Sen.*, p. 177, Tav. XXII-XXII, f. 2-16 ; Tav. XXXI, f. 5 ; Tav. XLII, f. 12, 13.

9. Rérolle *loc. cit.*

10. Boulay 6, *Fl. Mont-Dore*, p. 58, Pl. III, f. 9-18 ; Pl. IV, V. — Marty 4, *Joursac*, p. 40, Pl. VII, f. 2-9. — Laurent, *loc. cit.*, Pl. X, f. 2 ; Pl. XI, f. 6,

11. Heer 7, *Die foss. fl. der Polarl.*, p. 108, 1868 ; *Die Mioc. Flor. Spitzberg*, p. 56, t. XII, f. 1-4, 1870.
12. Heer 7, *Flor. foss. Alask.*, p. 32, t. V, f. 10 ; t. VI, f. 1-2, 1869.

Quercus suber L. var. *pliocenica* N. Boulay.

(Pl. VI, f. 6-7.)

Le *Q. suber* L. var. *pliocenica* est l'une des espèces que nous avons étudiées longuement dans notre note sur quelques Chênes miocènes et pliocènes de la vallée du Rhône, en 1912. Aux documents représentés dans cette étude, nous ajoutons quelques autres feuilles (Pl. VI, f. 6-7).

A l'époque plaisancienne, le Chêne-Liège devait être assez commun aux abords de Saint-Marcel. Actuellement limité à quelques contrées du midi de la France, au sud de l'Europe, au nord de l'Afrique, il est l'une des essences dominantes des forêts algériennes, depuis le niveau de la mer jusqu'à 1 300 mètres d'altitude (Batt. et Trab., *Flor. Alg.*, p. 823).

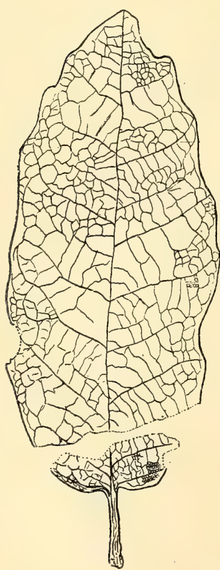


Fig. 22. — *Quercus pseudosuber* Santi, Théziers (Cf. Pl. VI, f. 8 et 9).

Quercus pseudosuber Santi.

(Pl. VI, f. 8, 9 ; fig. 22 dans le texte.)

« Une feuille représentée par ses deux empreintes complètes, se superposant aussi exactement que possible à certaines feuilles du *Q. pseudosuber* actuel. La forme en est oblongue, subelliptique (longueur 6 centimètres avec le pétiole, 5 centimètres pour le limbe seul, largeur 23 millimètres au milieu). La base est tronquée, subarrondie, légèrement asymétrique ; le sommet subaigu, le contour garni de dents espacées 5-6) superficielles et obtuses ; les nervures secondaires, à la suite d'une course un peu flexueuse, aboutissent au sommet de ces dents. Je ne puis rattacher cette feuille à aucune de celles que Gaudin a figurées pour le genre *Quercus*, du pliocène d'Italie. »

(Cf. Boulay, *Fl. de Théz.*, p. 47 ; *Fl. plioc. v. du Rhône*, p. 17, f. 2.)

Nous n'avons aucun document nouveau à ajouter à celui qui a servi à fixer la détermination de l'abbé Boulay. Nous représentons côte à côte la feuille fossile (f. 8) et une feuille actuelle (f. 9) de *Q. pseudosuber*. La figure 22 du texte reproduit en détail la nervation de la contre-empreinte de la feuille représentée (f. 8, Pl. VI).

Genre Castanea.

Castanea atavia Ung.
(*C. vesca* Gærtn.)

(Pl. VI, f. 14-15 ; fig. 23 dans le texte.)

Tandis qu'aucune feuille nettement caractérisée de Théziers ou de Domazan n'est venue compléter le fragment que l'abbé Boulay (*1*) a signalé en 1890 de ce dernier gisement (fig. 23 du texte), les marnes de Saint-Marcel ont fourni plusieurs empreintes assez bien conservées, qui se rapportent au genre *Castanea* : une feuille étroite (Pl. VI, f. 14) ; le deuxième spécimen (f. 15) a de plus grandes dimensions : 12 centimètres environ de longueur sur $4^{cm},5$ de largeur; une douzaine de paires de nervures secondaires un peu flexueuses entrent directement dans les dents ; les nervures tertiaires délimitent entre les secondaires des mailles pentagonales alternantes.

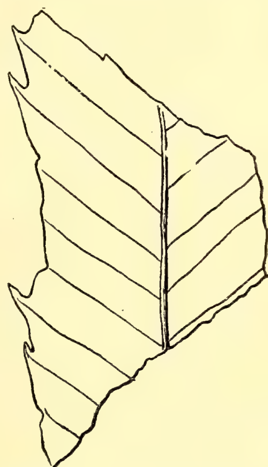


Fig. 23. — *Castanea atavia* Ung. — Domazan (Cf. *Fl. Théz.*, Pl. IV, f. 5).

Forme, denticulation, nervation réalisent les caractères qu'ont fait ressortir les analyses d'Ettingshausen, de MM. Laurent et Marty, dans leurs études sur les Châtaigniers actuels et fossiles (*2*).

Le Châtaignier est commun dans les gisements tertiaires d'Europe; il a été signalé sous des noms variés : *Castanea*

atavia Ung., *C. Kubinyi* Kov. ; *C. palæopumila* Andr., *C. Ungeri* Heer. Rappelons qu'il a été rencontré à Barcelone (*3*), à Capels (*4*), dans les environs de Privas (*5*), en Cerdagne (*6*), à Sinigaglia (*7*), au Val d'Arno (*8*), à Erdobenye (*9*), en Silésie (*10*), à Armissan (*11*), dans les terres arctiques (*12*).

Notons enfin que Ettingshausen ramène au genre *Castanea* un bon nombre d'empreintes rapportées d'abord au genre *Quercus* (*13*).

Bibliographie. — *1*. Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 33, Pl. IV, f. 5.

2. Ettingshausen 9, *Ueber Castanea vesca*. — Laurent, *Congrès A. F. A. S.*, Lille, p. 6, 7, f. 2, et 8 *Menat*, p. 96, f. 49. — Marty 9, *Vég. foss. Trieu de Leval*, p. 23, Pl. F, G.

3. Almera 4, *Fl. Barcel.*, p. 330.

4. Marty 6, *Fl. Capels*, p. 17, Pl. III, f. 2-3.

5. Boulay 3, *Fl. env. Privas*, p. 19.

6. Rérolle, *Fl. Cerdagne*, p. 264, Pl. V, f. 8.

7. Massal. et Scar., *Fl. Senig.*, p. 197, Tav. XXIV, f. 1-2 ; Tav. XXXII, f. 4 ; Tav. XXXIII, f. 4-5.

8. Gaudin, *2e Mém.*, p. 41, Pl. VI, f. 1.

9. Kovats, *Fl. Erdobenye*, p. 25, Taf. III, f. 1-7.

10. Krausel, *Pfl. Schles.*, p. 130, Taf. XI, f. 6-8 ; Taf. XII, f. 14.

11. Saporta 31, *Fl. provenç.*, p. 6 ; Études (*Ann. sc. n.*, s. 5, t. IV, p. 117).

12. Heer 7, *Fl. foss. arct.*, II ; *Fl. North Greenl.*, p. 470, Taf. XLV, f. 1-3 ; Taf. XLVI, f. 8.

13. Ettingshausen, *loc. cit.*, p. 13.

Juglandacées.

Genre Juglans.

Juglans cinerea L. *fossilis* Bronn.

(Pl. VIII, f. 13-16.)

1° Les fruits constituent la partie la plus importante et la plus caractéristique du groupe des Juglandacées (*1*). Suivant de Candolle (*2*), les différences dans la nature de la surface sont assez prononcées et assez constantes pour permettre de dire à première vue l'espèce à laquelle appartient une noix donnée.

Nous représentons (Pl. VIII, f. 13-16) les noix qui ont fait l'objet de notre communication à l'Académie des Sciences (novembre 1920). Le premier spécimen représente la coupe d'une

noix longue de 40 millimètres et large de 25, à base obtuse et dont le sommet se termine en pointe courte. Les valves offrent ensemble huit côtes accentuées, d'épaisseur inégale, entre lesquelles des crêtes irrégulières et nombreuses délimitent des anfractuosités profondes. Cet aspect de la surface est des plus caractéristiques. La paroi de la coque est épaisse et creusée de fortes lacunes dont certaines simulent de véritables loges. La cavité qui contient l'amande est divisée, dans sa partie inférieure, par une cloison perpendiculaire au plan de suture des deux valves ; le fruit est donc biloculaire à la base, uniloculaire dans la moitié supérieure, où la cavité se prolonge en se rétrécissant vers la pointe du sommet.

L'autre échantillon est le moulage d'une noix à rugosités également accentuées, mais de taille plus grande, à sommet plus aigu et plus longuement atténué.

2º Parmi les noix actuelles à surface rugueuse se rencontrent celles de *Juglans nigra* L., *J. mandshurica* Max., *J. cinerea* L. Il convient d'écarter *J. nigra* : la noix quadriloculaire est plutôt globuleuse, et les côtes des valves ne sont pas comparables avec les crêtes saillantes et diversement découpées de nos fossiles. De même, il faut écarter *J. mandshurica* : la noix est allongée et atténuée au sommet, mais les côtes, au nombre de huit, sont épaisses, régulières, nullement tranchantes, et dans leurs intervalles ne se rencontrent que des pointements à base épaisse.

Des noix semblables à celles de Saint-Marcel se retrouvent chez *Juglans cinerea.* Nous en avons observé des spécimens variés au Muséum d'Histoire naturelle, et la description que nous avons donnée de nos échantillons fossiles reproduit les caractères indiqués par Michaux, de Candolle, Sargent, Hickel, etc. (*3*).

De plus, les noix de Saint-Marcel sont bien identiques aux noix fossiles des environs de Francfort, que Geyler et Kinkelin (*4*) et plus tard Engelhardt et Kinkelin (*5*) ont rapportées à *Juglans cinerea* L. *fossilis* Bronn. Avec ces auteurs, il est intéressant de noter que, suivant l'opinion de C. de Candolle, *Juglans tephrodes* Ung. du pliocène d'Italie paraît « tout à fait semblable à *J. cinerea* L. » et que *Juglans*

Gœpperti R. Ludw. des lignites de Wetteravie (*6*) n'est qu'une forme de la même espèce. Notons encore que *J. tephrodes* a été rencontré aussi dans la flore de Silésie (*7*).

Bibliographie. — *1.* Zittel, *Tr. paléoph.*, p. 433.

2. C. de Candolle, *Mém. s. fam. Juglandées*, p. 28.

3. F.-A. Michaux, *Hist. arb. forest. Am. sept.*, t. I, p. 168, Pl. II. — C. de Candolle, *loc cit.* — A. de Candolle, *Prodr.*, XVI, p. 137. — Maximovicz, *Primit. Flor. Amur.*, p. 77. — Sargent, *The silv. of North. Americ.*, t. VII, p. 118, Pl. CCCXXXI et CCCXXXII. — Zittel, *Paléoph.*, p. 436, f. 271. — R. Hickel, *Gr. et plant. Angiosp.*, p. 23, Pl. I, f. G.

4. Geyler u. Kinkelin, *Oberpl. Fl. d. Klarbeck. b. Niederrad.*, p. 31, Taf. III, f. 8-15.

5. Engelhardt u. Kinkelin, *Oberpl. Fl. v. Untermaint*, p. 236, Taf. XXX, f. 3-7.

6. R. Ludwig, *Pfl. d. Jungst. Wetter. Br.*, p. 102, Taf. XXI, f. 9, 9*a*, 9*b*.

7. Krausel, *Nachtr.*, I, p. 362, Taf. XXI, f. 14-17.

Juglans regia L.

(Pl. VIII, f. 12 ; Pl. IX, f. 6.)

1° Une feuille — de Saint-Marcel — malheureusement incomplète, présente un contour ovale, une marge entière, une base arrondie asymétrique. Forte nervure médiane. Les secondaires naissent suivant un angle d'environ 60° ; elles remontent longuement près de la marge ; la camptodromie est très régulière. Les tertiaires sont relativement fortes. Les unes, subparallèles, courent directement d'une secondaire à l'autre et délimitent avec celles-ci des espaces presque rectangulaires ; d'autres bifurquées délimitent avec les voisines des mailles pentagonales alternantes. Le réseau ultime est formé de petites mailles carrées très serrées.

Une feuille — de Théziers — présente des caractères identiques à ceux du spécimen de Saint-Marcel. Ces caractères sont manifestement ceux des feuilles de *Juglans*.

2° Après la découverte des fruits que nous avons décrits, il eût paru tout naturel de rapporter les feuilles comme les noix à *Juglans cinerea*. Cependant le contour entier du limbe, — réalisé habituellement dans le seul *Juglans regia*, — nous amène à admettre deux espèces distinctes de Noyer à Saint-Marcel.

3° Nos feuilles fossiles concordent avec celles de *Juglans acuminata* Heer de Suisse (*1*), considéré déjà par Heer comme identique à *Juglans regia* ou du moins comme très rapproché. Le même type existe au Mont-Dore (*2*), au Cantal (*3*), en Cerdagne (*4*), à Rochessauve (*5*), à Esplugas en Catalogne (*6*) ; les feuilles de ces divers gisements sont considérées comme appartenant à *Juglans regia*.

Bibliographie. — *1*. HEER 1, *Fl. tert. helv*. III, p. 88, Taf. CXXVIII et CXXIX, f. 1-8.

2. BOULAY 6, *Mont-Dore*, p. 80, Pl. VII, f. 4-7 ; Pl. VIII, f. 6.

3. LAURENT 3, *Cinér. Saint-Vincent*, p. 121. — MARTY 4, *Joursac*, p. 57, Pl. XI, f. 6-8.

4. RÉROLLE, *Fl. Cerdagne*, p. 380, Pl. XIV, f. 13.

5. BOULAY 3, *Fl. env. Privas*, p. 30.

6. ALMERA 4, *Fl. alr. Barcel.*, p. 341.

Genre PTEROCARYA.

Pterocarya caucasica C.-A. Mey. (*Pt. fraxinifolia* sp.).

(Pl. VII, f. 13.)

L'abbé Boulay (*1*) signale à Théziers une feuille incomplète qui lui paraît « se rattacher au genre *Pterocarya* plutôt qu'à tout autre, sans qu'il soit possible de proposer une détermination spécifique ».

Nous attribuons à *Pterocarya caucasica* C.-A. Mey une feuille de Saint-Marcel (Pl. VII, f. 13) dont les caractères nous paraissent coïncider avec ceux de l'espèce du Caucase : base arrondie, un peu asymétrique, dents petites, acérées, disposées en scie, une dizaine de paires de nervures secondaires, remontant longuement près de la marge, l'ascendance étant plus marquée dans une moitié du limbe ; nervilles tertiaires délimitant assez irrégulièrement des espaces polygonaux alternes ; mailles relativement larges où de fines nervilles se terminent librement simples ou bifurquées.

Pterocarya caucasica a été signalé dans les Cinérites du Cantal (Saint-Vincent, Niac) (*2*). Les feuilles du Mont-Dore (*3*) attribuées par l'abbé Boulay à *Pt. fraxinifolia* sp. sont plutôt celles d'un *Carya*. L'espèce existe à Joursac (*4*), en Tos-

cane (*5*), en Suisse (*6*), en Silésie (*7*). Assez répandue dans l'Europe tertiaire (*8*), elle est actuellement localisée dans les provinces du Midi du Caucase, où elle croît en compagnie de *Juglans regia*.

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 37, Pl. VI, f. 6.
2. Laurent 3, *Cinérites Saint-Vincent*, p. 116, Pl. II, f. 1; Pl. XI, f. 9, 10. — 5 *Flore Niac*, p. 34.
3. Boulay 6, *Fl. Mont-Dore*, p. 79, Pl. VIII, f. 1-5.
4. Marty 4, *Fl. Joursac*, p. 61, Pl. XII, f. 9-11.
5. Gaudin, *1er Mém.*, p. 40, Pl. VIII, f. 1-6, Pl. IX, f. 2.
6. Heer 1, *Fl. tert. helv.*, t. III, p. 94; Pl. CXXXI, f. 5-7.
7. Krausel, *Pfl. Schles.*, p. 160, t. XXV, f. 5, 7.
8. Cf. Laurent, *loc. cit.*, p. 118.

Genre Carya.

Carya minor Sap. et Mar.

(Pl. VII, f. 11-12.)

1° Plusieurs feuilles de Saint-Marcel se rapportent à cette espèce telle que l'ont comprise et circonscrite MM. Laurent et Marty (*1*) ; elles en présentent les caractères : base et sommet atténués, base asymétrique, contour finement denté, nervures secondaires nombreuses 12-15, à angle d'émergence obtus, bifurquées avant l'arrivée à la marge, brouillage du réseau de bordure et camptodromie irrégulière ; tertiaires flexueuses rarement parallèles et peu distinctes du réseau ultime, celui-ci à mailles très petites.

2° *Carya minor* Sap. et Mar. existe à Meximieux (*2*), au Mont-Dore (*3*), dans les cinérites du Cantal (Saint-Vincent, Pas de la Mongudo), à Niac (*4*), à Capels (*5*), à Rochessauve (*6*), Joursac (*7*), Sinigaglia (*8*), lignites de Rott (*9*).

3° Il est difficile d'assimiler exactement *Carya minor* Sap. et Mar. à l'une des formes actuelles de *Carya* de l'Amérique du Nord. M. Laurent cite *Carya alba* Nutt., *C. tomentosa* Nutt., *C. porcina* Nutt. et *C. olivæformis* Nutt., spécialement *Carya porcina*. « Toutes ces espèces, d'ailleurs, gravitent dans leur pays d'origine autour du 40° parallèle et dénotent un climat légèrement inférieur à celui de l'isotherme 15° centigrades» (*10*).

Bibliographie. — *1.* LAURENT et MARTY 3, *Fl. Cinérites Saint-Vincent.* p. 119, Pl. IX, f. 7 ; XI, f. 1-2.
2. SAPORTA et MARION 3, *Fl. Meximieux*, Pl. XXXVII, f. 1-6 (*Juglans minor* Sap. et Mar.).
3. BOULAY 6, *Fl. Mont-Dore*, Pl. VIII, f. 1-5.
4. LAURENT, *Niac*, p. 34.
5. MARTY 6, *Fl. Capels*, p. 18, Pl. IV, f. 1.
6. BOULAY 3, *Fl. env. Privas*, p. 31 (*Juglans minor*).
7. MARTY 4, *Fl. Joursac*, p. 58, Pl. X, f. 9 ; XII, f. 1-8.
8. MASSAL et SCARAB., Pl. XXXVI, f. 3 (*Juglans Lamarmoræ* Mass.).
9. WEBER, *D. Tert. fl. d. Nierderrh.*, Pl. V, f. 11. (*Pavia septimontana*, Web.).
10. MARTY, *Joursac*, p. 61.

Myricacées.

Genre MYRICA.

Myrica cf. *M. cerifera.*

(Pl. IX, f. 7.)

1° Une feuille de $6^{cm},5$ de longueur, sur $1^{cm},5$ de largeur, atténuée aux deux extrémités, présente quelques dents sur la moitié supérieure du limbe ; de chaque côté de la nervure médiane, des nervures secondaires naissent, surtout les inférieures, suivant un angle assez ouvert, se courbent et remontent vers la marge ; la surface paraît chagrinée et présente des ponctuations qui semblent d'origine glandulaire.

2° Nous croyons pouvoir rapprocher cette empreinte de *Myrica cerifera* (1), dont les feuilles ont cependant le sommet moins aigu, mais sont diversement dentées, parfois même entières, allongées, atténuées à la base et au sommet ; leurs nervures sont émises sous un angle ouvert, et le limbe est garni de glandes logées dans des dépressions épidermiques.

La liste publiée dans la *Revue de Lille* (p. 24) par l'abbé Boulay signale *Myrica Parlatorii* Mass. Cette détermination est basée sur une seule empreinte très incomplète (Pl. IX, f. 8), de Théziers, rapprochée d'une espèce de Sinigaglia très douteuse. Dans ces conditions, il ne nous paraît pas possible de

(1) Cf. LAURENT 1, *Celas*, p. 75, fig. 10 texte.

donner à notre empreinte une détermination précise et d'appuyer sur elle aucune conclusion.

Ulmacées.

Genre ULMUS.

Ulmus Braunii Heer.

(Pl. IX, f. 5; Pl. XIV, f. 17.)

Une feuille bien caractérisée permet actuellement d'affirmer la présence dans la flore pliocène du Rhône du genre *Ulmus*, non rencontré dans les environs de Théziers et signalé avec doute en 1892 dans la liste sommaire des fossiles de Saint-Marcel.

Le limbe est asymétrique à la base ; les nervures secondaires sont peu nombreuses ; quelques-unes d'entre elles se bifurquent près de la marge ; les nervures simples et les nervures bifurquées aboutissent à des dents obtuses.

Les Ormes de nos régions, *Ulmus campestris*, *U. effusa*, présentent tous deux des feuilles petites et à nervures peu nombreuses, comme l'empreinte de Saint-Marcel. Cependant celle-ci nous paraît plus voisine d'*U. campestris* que d'*U. effusa*, dans lequel les nervures secondaires sont rarement bifurquées et dans lequel les dents du contour, habituellement surdentées, sont terminées en crochet aigu.

Une deuxième feuille, de Saint-Marcel (Pl. XIV, f. 17), au contour malheureusement mal conservé, nous paraît cependant pouvoir prendre place ici ; elle est remarquable par la fréquente bifurcation des nervures secondaires.

Le type paléontologique de l'*Ulmus campestris*, rencontré dans un grand nombre de gisements miocènes et pliocènes, est *Ulmus Braunii* Heer, dont M. Laurent, à plusieurs reprises, a exposé les caractères et les affinités (1).

(1) LAURENT, *Cinér. Saint-Vincent*, p. 149 ; *Niac*, p. 37, Pl. VI, f. 2-3 ; *Menat*, p. 108, f. 56-58. — Cf. aussi STANDFEST, *Ormes fossiles*.

Genre Zelkova.

Zelkova crenata sp.

(Pl. IX, f. 1-4 ; fig. 24 dans le texte.)

1° Nous avons de Saint-Marcel une série homogène de feuilles, petites, régulièrement ovales ou à base élargie, au



Fig. 24. — *Zelkova crenata* sp. Saint-Marcel.

limbe parcouru par un petit nombre de nervures secondaires simples ou bifurquées aboutissant à un nombre égal de dents obtuses à réseau tertiaire formé de mailles pentagonales alternes, et réseau ultime de petites mailles serrées. Ces

feuilles complètent celles de Théziers, que l'abbé Boulay (*1*) a publiées en 1890 et rapportées à *Zelkova crenata* sp.

2° Des empreintes comparables aux nôtres ont été recueillies dans un grand nombre de gisements (*2*), — surtout miocènes de l'Europe centrale et occidentale, et jusque dans les terres arctiques.

Souvent dans ces gisements, aux feuilles qui rappellent le type *Zelkova crenata* de la région du Caucase s'en ajoutent d'autres qui correspondent plutôt à *Z. acuminata* Planch. de l'Extrême-Orient (*3*) : celui-ci, remarquable par sa forme allongée et acuminée, ses nervures plus nombreuses (*11-12*) et ses dents prolongées en pointe. C'est ainsi que deux formes de *Zelkova* paraissent exister au Mont-Dore (*4*), en Cerdagne (*5*), à Joursac (*6*)... Elles ont été groupées parfois sous le nom de *Z. Ungeri* Kov., et ce dernier est dès lors considéré comme une forme ancestrale synthétique de deux races aujourd'hui disjointes. Quoi qu'il en soit de cette hypothèse, nos feuilles de la vallée du Rhône appartiennent toutes au type foliaire de *Z. crenata* sp.; c'est donc ce nom qu'il nous semble rationnel de conserver. Cette espèce a disparu tardivement de notre flore en France : elle existe encore dans la flore quaternaire de Durfort (*7*).

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 35, Pl. III, f. 4 ; — 5 *Rev. de Lille*, p. 20, f. 6.

2. Cf. Schimper, *Tr. pal. vég.*, II, p. 714. — Meschinelli, *Fl. tert. it.* p. 274.

3. Cf. Laurent 3, *Cinérites Saint-Vincent*, p. 145, Pl. X, f. 5. — Id., 5, *Niac* p. 41, Pl. VI, f. 4.

4. Boulay 6, *Fl. Mont-Dore*, p. 76, VI, f. 2-5 ; X, f. 8-9.

5. Rérolle, *Fl. Cerdagne*, p. 280, Pl. IX, f. 10-12, 14.

6. Marty 4, *Fl. Joursac*, p. 46, Pl. IX, f. 1-7. — 12, Lugarde, Pl. I, f. 6.

7. Saporta 26, *Orig. des arbres*, p. 214. — Id. 31, *Fl. provenç.*, p. 19, Pl. II, f. 15. — Cf. Zittel, *Paléoph.*, p. 461.

Buxacées.

Genre Buxus.

Buxus sempervirens L.
(Pl. XI, f. 4-6.)

Les feuilles de Saint-Marcel sont remarquables par leur contour ovale, leur sommet arrondi, leur base insensiblement atténuée, leurs nervures nombreuses, fines et peu saillantes. Elles s'écartent du *Buxus pliocenica* Sap. et Mar. (*1*) de Meximieux à feuilles plus larges et plus longuement pétiolées, mais se rapprochent des feuilles de Cerdagne (*2*), plus étroites et à court pétiole. A l'exemple de Rérolle, nous rattachons nos spécimens au type commun du *Buxus sempervirens*, sur lequel il est d'ailleurs facile de rencontrer des feuilles à base atténuée, semblables aux nôtres.

Buxus sempervirens est l'un des types les plus communs dans nos flores quaternaires (3) et est répandu actuellement dans l'Europe méridionale et centrale, l'Afrique septentrionale et l'Asie occidentale.

Bibliographie. — *1.* Saporta et Marion 3, *Fl. de Meximieux*, p. 144, Pl. XXXII, f. 6-8.

2. Rérolle, *Cerdagne*, p. 289, Pl. X, f. 7-8.

3. Planchon, *Tufs de Montpellier*, p. 43. — Saporta, 13, *Climat ép. diluv. gris*, p. 648. — Fliche 1, *Tufs de Resson*, p. 22. — Boulay 2, *Vallée de la Vis*, p. 193. — Fritel 5, *Rem. sur flore quatern.*, p. 685.

DIALYPÉTALES.

Magnoliacées.

Genre Liriodendron.

Liriodendron Procaccinii Ung.
(*L. tulipifera* L.)
(Pl. XII, f. 1.)

L'abbé Boulay (*1*) a rapporté au *Liriodendron Procaccinii* Ung. trois belles feuilles de Théziers. Quelques empreintes de Saint-Marcel appartiennent au même type, étroitement

allié au *Liriodendron tulipifera* L. de l'Amérique du Nord.

Au sujet des restes de ce type, très ancien en Europe et en Amérique, et en même temps très constant, malgré de légères variations de détail (*2*), qu'il nous suffise de rappeler le travail de Noe von Archenegg sur les formes ataviques des feuilles de Tulipier (*3*). Ce naturaliste fait remarquer que l'on retrouve sur l'espèce actuelle, à titre plus ou moins anormal, non seulement les formes tertiaires (*4*) (à feuilles obtusément lobées ou même subsinuées), mais encore les formes crétacées (*5*), parfois complètement dépourvues de lobes latéraux, *L. Meckii* Heer, *L. giganteum* Lesq., *L. primævum* Newb., etc., avec une série de passages entre les feuilles entières et celles munies de lobes latéraux plus ou moins développés. Il ne doute pas que toutes ces empreintes appartiennent à une espèce unique, souche de notre Tulipier actuel (*6*).

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 46, Pl. VII, f. 2-3 ; — 5, *Rev. de Lille*, p. 23, f. 10.

2. Saporta 26, *Orig. arbr.*, p. 266, f. 37 et 38.

3. N. V. Archenegg, *Ueb. Atav. Blattf. d. Tulpenb.* — Cf. Zeiller 4, *Rev. gén. de Bot.*, t. X, p. 32.

4. *Liriodendron Procaccinii* Ung. — Mass. et Scar., *Fl. Senig.*, p. 311, Tav. VII, f. 23; Tav. XXXIX, f. 3-6 ; XLIV, f. 7. — Sap. et Mar. 3, *Fl. Meximieux*, p. 138, Pl. XXXIII, f. 1-6.

L. helveticum Fisch. — Heer 1, *Fl. tert. helv.*, III, p. 29, Taf. CVIII, f. 6, p. 195.

L. islandicum Sap. — Cf. Heer 7, *Fl. foss. arct.*, I, p. 151, Taf. XXVI, f. 7 *b* ; Taf. XXVIII, f. 5-8.

L. Haueri Ett. 7, *Fl. v. Bilin*, III Th., p. 9, Taf. XLI, f. 10.

5. *L. Meckii* Heer, *Fl. f. arct.*, VI, p. 86, Taf. XVIII, f. 4 *c*; Taf. XXII, f. 2-13; Taf. XXIII, f. 3-8 ; Taf. XXV, t. 5 *a* ; Taf. XLV, f. 13 *a*, *b*. — Lesquereux 3, *Flor. Dakota group.*, 1891, p. 205, Pl. XXVIII, f. 5-6. — Newberry, *Ill. Cret. a. Tert. pl.*, Pl. VI, f. 5.

L. giganteum Lesquer., *loc. cit.*, Pl. XXV, f. 1; Pl. XXVI, f. 5 ; Pl. XXVII, f. 1.

L. primævum Newb. — Newberry, *loc. cit.*, Pl. VI, f. 7, et Lesquer., *ibid.*, p. 203, Pl. XXIV, f. 4 ; Pl. XXVI, f. 1-4. Dans la flore fossile de l'Amérique du Nord, on a distingué plusieurs autres formes de *Liriodendron*, qui, pas plus que les précédentes, ne paraissent pouvoir être maintenues comme entités spécifiques.

6. Cf. Berry, *Not. on Sassafras*, p. 433 : « In *Liriodendron*, the variation from the oldest to the youngest leaf on a shoot from the modern form epitomizes the phylogeny in a general way. » — Cf. Jackson, *Local. stag. in developm.* — Cf. Zittel, *Pal.*, p. 490.

Lauracées.

Genre LAURUS.

Laurus canariensis Webb. *pliocenica* Sap. et Mar.
(Pl. X, f. 1-5.)

1° Les fragments de feuilles de Laurier représentés par l'abbé Boulay (*1*) en 1890 sont insignifiants à côté des nombreuses empreintes de ce genre que nous possédons maintenant provenant surtout de Saint-Marcel. Par leur abondance et leur variété, elles constituent une série parfaitement comparable avec les formes de Meximieux (*2*) et du Cantal (*3*), qui ont permis à Saporta et Marion, à MM. Laurent et Marty, de faire ressortir les caractères du Laurier pliocène et ses affinités avec les deux races actuelles, *Laurus nobilis*, *Laurus canariensis*, particulièrement avec le Laurier des Canaries.

2° Nos feuilles de la vallée du Rhône rentrent dans le cycle des variations de *Laurus canariensis*. Aucune ne présente les caractères qui donnent aux feuilles typiques de *Laurus nobilis* leur physionomie particulière : bords festonnés, nervures secondaires peu nombreuses, émises sous un angle généralement ouvert, divisées assez loin de la marge, réseau tertiaire capricieux, moins fin, moins serré que dans le type *canariensis*.

Notre feuille (f. 4) correspond à la variété *latifolia* de Meximieux (Pl. XXVIII, f. *a* et f. 1, 2, 3). La variété *lanceolata* (*ibid.*, f. 5-8) est représentée par notre feuille 5. Notre feuille 3 est semblable à la variété *media* (*ibid.*, f. 4).

Nous ne croyons pas devoir maintenir comme forme distincte la feuille de Domazan signalée par Boulay sous le nom de *Laurus nobilis*. La direction très ascendante des nervures, sur laquelle il s'appuie pour attribuer l'empreinte au *Laurus nobilis* plutôt qu'à *Laurus canariensis*, est unc aractère bien plus fréquent dans les feuilles de cette dernière forme. De même la feuille bien conservée et complète des argiles de Théziers qu'il attribue au *Laurus nobilis* (cf. notre Pl. X, f. 1) nous paraît pouvoir rentrer dans la série du *Laurus canariensis* (*4*).

3° Rappelons quelques autres gisements qui ont fourni

des feuilles de *Laurus canariensis* Webb. : Monte Mario (*5*), les environs de Barcelone (*6*), Rochessauve (*7*), Las Clausades (*8*).

Parmi les formes plus anciennes, étroitement alliées à nos Lauriers méditerranéen et canarien, citons : *Laurus conformis* Sap. (*9*) de Céreste et du Bois d'Asson, « forme ancestrale de *Laurus nobilis*, difficile à méconnaître tellement elle reproduit les caractères de l'espèce indigène » ; *Laurus Omalii* Sap. et Mar. de Gelinden (*10*) ; *Laurus primigenia* Ung. (*11*) de Sotzka, des terres arctiques (*12*) et de plusieurs gisements du Sud-Est (Saint-Zacharie, Saint-Jean-de-Garguier, Armissan) (*13*).

Notons enfin que *Laurus canariensis* a été recueilli dans un certain nombre de gisements récents de France et d'Italie : Lipari, Toscane (*14*), Provence (*15*), environs de Montpellier (*16*) et même environs de Paris (*17*).

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 36, Pl. IV, f. 2 (*L. nobilis*) ; f. 3 (*L. canariensis*). — 5, *Rev. de Lille*, p. 19.

2. Saporta et Marion 3, *Fl. Meximieux*, p. 116, Pl. XXVII, f. 6-7 ; Pl. XXVIII, f. 1-8.

3. Laurent et Marty 3, *Fl. cin. Saint-Vincent*, p. 151, Pl. XII, f. 1. — Laurent 5, *Niac*, p. 45, Pl. II, Pl. VI, f. 7 ; Pl. VII, f. 2-8. — Marty 7, *Las Clausades*, p. 12, Pl. III, f. 3-5.

4. MM. R. de la Vaulx et Marty ont rapporté au *L. nobilis* la feuille de Laurier signalée par l'abbé Boulay au Mont-Dore (p. 77, Pl. VII, f. 3) et les nombreuses empreintes qu'ils ont trouvées à Varennes. « La gamme foliaire exhumée par nous correspond jusque dans ses moindres détails avec celle que présente *Laurus nobilis* actuel. » Le type canarien et le type méditerranéen du genre *Laurus* étaient donc, semble-t-il, représentés tous deux en France vers la fin de l'époque tertiaire (*Fl. foss. Var.* p. 298).

5. Bleicher et Fliche 1, Monte-Mario, p. 5.

6. Almera 4, *Fl. alr. Barcel.*, p. 331.

7. Boulay 3, *Fl. env. Privas*, p. 22.

8. Marty 7, *Las Clausades*, p. 12, Pl. III, f. 3-5.

9. Saporta 31, *Flor. provenç.*, p. 10.

10. Sap. et Mar., *Rev. fl. Gelinden*, p. 71, Pl. X, f. 5-7.

11. Unger 2, *F. Sotzka*, p. 38, Pl. XIX, f. 1-4.

12. Heer 7, *Fl. foss. arct.*, VII, p. 104, 105, Taf. LXXVII, LXXVIII, LXXXV, LXXXVI, CI.

13. Saporta 2, Études S.-E. (*Ann. sc. n.*, s. 4, t. XIX, p. 56, Pl. VI, f. 5 ; s. 5, t. III, p. 93 ; s. 5, t. IV, p. 126, Pl. VI, f. 7).

14. Gaudin et Strozzi, 4e *Mém.*, p. 22, Pl. III, f. 8-11 ; 5e *Mém.*, p. 9, Pl. I, f. 1-4.

15. Saporta 1, *Plant. foss. de Provence*, p. 512.

16. Braun-Blanquet, *C. R. A. S.*, 1919, p. 951.
17. Saporta 13, Climat de Paris à l'époque du diluvium gris (*A. F. A. S.*, p. 653, 1876).

Genre Persea.

Persea indica Spr. *pliocenica* Laur.

(Pl. X, fig. 10-12 f; . 25 dans le texte).

1° En 1890, l'abbé Boulay (*1*) a représenté une belle feuille de *Persea indica*, l'Avocatier qui se rencontre actuellement aux Canaries, à Madère (Cf. fig. 25 du texte). A cette feuille s'en ajoute une série d'autres (Pl. X) qui réalisent les caractères indiqués par M. Laurent pour ses empreintes de Niac et de Saint-Vincent (*2*) : feuilles lauriformes, lancéolées et légèrement renflées vers le milieu ou vers la portion inférieure du limbe, parfois à bords presque parallèles, atténuées au sommet en pointe mousse, base cunéiforme plus ou moins allongée ou arrondie; marge entière; nervure principale forte; nervures secondaires faiblement marquées, angle d'émergence variable, d'autant plus aigu que la base est plus allongée ; nervures secondaires espacées le long de la principale avec nombreuses intercalaires ; camptodromie longuement ascendante ; réseau tertiaire formé de mailles pentagonales ; réseau ultime formé de mailles polyédriques très serrées.

2° Les diverses feuilles, trouvées à différents niveaux depuis l'éocène et que M. Laurent a groupées sous le nom de *Persea indica*, permettent de suivre cette espèce durant tout le tertiaire.

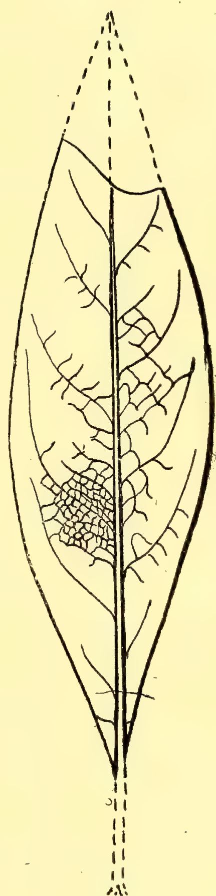


Fig. 25.— *Persea indica* Spr. (Cf. Boulay 5, *Fl. vall. du Rhône*, f. 4).

Bibliographie. — *1.* Boulay 5, *Fl. pl. v. d. Rhône*, p. 19, f. 4.
2. Laurent et Marty 3, *Cinér. Saint-Vincent*, p. 152, Pl. VI, f. 7; fig. 26 text. — Id. 5, *Niac*, p. 46, Pl. VI, f. 8 ; Pl. VII, f. 1 ; Pl. III (term. de comp.).

Genre Oréodaphne.

Oreodaphne Heeri Gaud.
(*O. fœtens* Nees.)
(Pl. X, f. 6-9.)

1° En 1890, l'abbé Boulay (*1*), n'ayant à sa disposition qu'un fragment de feuille, écrivait : « Ce qui reste de la feuille concorde tellement avec la partie analogue des feuilles bien connues d'*Oreodaphne Heeri* que l'on peut proposer cette détermination, sinon avec certitude, du moins avec quelque probabilité, en attendant qu'on trouve des spécimens plus satisfaisants. »

Ces spécimens ont été recueillis en grand nombre, et ils constituent l'une des séries les mieux caractérisées de la vallée du Rhône : les dimensions des feuilles et leur fréquence indiquent que l'espèce devait être vigoureuse et prospère.

Les feuilles, au contour entier, sont habituellement atténuées au sommet et à la base. Le pétiole, rarement conservé, est tordu et rejeté sur le côté.

La première paire de nervures secondaires naît bien au-dessus de la base du limbe, et elle est séparée des suivantes par un espace assez considérable. Cette paire inférieure se rapproche insensiblement de la marge jusque vers le milieu du limbe, où elle est rejointe par la deuxième paire de secondaires.

Les paires successives de secondaires se replient l'une vers l'autre de manière à dessiner des aréoles fermées et cernées le long du bord par une rangée d'aréoles plus petites.

Les nervures tertiaires, flexueuses, forment un réseau dont les mailles atteignent plusieurs millimètres de côté et sont remplies à leur tour d'un tissu réticulé à mailles polygonales uniformes.

La face inférieure des feuilles porte à l'aisselle de la première paire de nervures un enfoncement très marqué et une verrue à la face supérieure ; de même à la deuxième et à la troisième paire.

2° Les caractères que nous venons de décrire se retrouvent

tous sur les feuilles d'*Oreodaphne fœtens* Nees., des îles Canaries et Madère, où cette espèce forme une grande partie des forêts et atteint des dimensions considérables, 60 et même 200 pieds de hauteur (Cf. fig. 26 du texte).



Fig. 26. — *Oreodaphne fœtens* Nees. (Herb. Boulay).

3° Des feuilles semblables à celles de Saint-Marcel et de Théziers ont été recueillies à Meximieux (*2*), dans les cinérites du Cantal (*3*), dans les environs de Barcelone (*4*), en Toscane (*5*), au Val d'Arno (*6*), et groupées sous le nom d'*Oreodaphne Heeri* Ung. A propos de cette dernière forme, notons simplement que Saporta écrit en 1888 (*7*): « Il est admis par tous les paléophytologues que *Oreodaphne Heeri* Gaud., si répandu en Italie, comme en France, dans tout le pliocène, diffère à peine, — si toutefois il diffère réellement, — de l'*Oreodaphne fœtens* ».

Signalons enfin que le type de nos *Oreodaphne* se reconnaît nettement à Sinigaglia (*8*) dans *Laurus oreodaphnifolia* Mass. et *Laurus Tenorii* Mass., et que les ancêtres de ces formes se retrouvent vraisemblablement dans *Daphnogene Ungeri* Heer. de Manosque (*9*), et dans *Oreodaphne vetustior* Sap. des gypses d'Aix (*10*).

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. de Théziers*, p. 36, Pl. II, f. 10; — 5, *Fl, pl. v. Rhône*, p. 19.

2. Saporta et Marion 3, *Meximieux*, p. 112, Pl. XXVI, f. 5-9.

3. Laurent et Marty 3, *Cinérites Saint-Vincent*, p. 157.

4. Almera 4, *Fl. alr. Barcel.*, p. 333, lam. 25, f. 1.

5. Gaudin et Strozzi, *1er Mém.*, p. 35, Pl. X, f. 4-9 ; XI, f. 1-7.

6. Gaudin et Strozzi, *2e Mém.*, p. 48, Pl. VIII, f. 2-6.

7. Saporta 26, *Orig. des arbr.*, p. 229.

8. Massal. et Scarab., *Fl. Senig.*, p. 254, Tav. XXXV, f. 11 ; p. 255, Taf XXV, f. 1.

9. Saporta 2, Et. s. vég. tert. (*Ann. Sc. nat.*, s. 5, t. VIII, p. 79, Pl. VIII, f. 2-4).

10. Saporta 27, Dern. adj. Fl. Aix, *Ann. sc. n.*, s. 7, t. X, p. 28, Pl. VII, f. 4-5).

Genre Sassafras.

Sassafras Ferrettianum Mass.
(*S. officinale* Nees.)
(Pl. IX, f. 12-16.)

L'abbé Boulay a représenté dans la *Flore de Théziers* (*1*) deux fragments de feuilles de Sassafras et un spécimen plus complet dans son article de la *Revue de Lille* (1890).

Nous possédons maintenant de la vallée du Rhône et en particulier de Saint-Marcel une importante série de feuilles de ce genre, la plupart trilobées. Celles que nous représentons possèdent les caractères mis en évidence par Berry (*2*) dans sa note sur les *Sassafras* et rappelés par Laurent (*3*) : base du limbe décurrente sur le pétiole ; l'angle de divergence de la marge ascendante n'excède pas et parfois égale 45° ; les nervures primaires qui se rendent aux lobes, — opposées ou subopposées, — partent de la médiane à une distance assez considérable de la base ; à partir du pétiole, la marge est constituée par une fine nervure qui laisse bientôt le bord du limbe et rejoint les branches secondaires ou tertiaires développées entre la marge et les primaires ; dans la partie supérieure de la feuille, de chaque côté une secondaire, issue de la nervure médiane à une assez grande distance des primaires, se dirige vers le sinus, se bifurque, et chaque branche suit la marge pour aller rejoindre les branches émises par les primaires.

Nos feuilles trilobées de la vallée du Rhône nous paraissent rentrer dans le cycle des variations de *Sassafras officinale* Nees. de l'Amérique du Nord. Nous avons aussi des feuilles entières qui correspondent aux feuilles entières de la plante actuelle.

Notons cependant une nuance très marquée dans la feuille (f. 14). Entre les primaires des lobes et la marge inférieure, cette feuille présente une nervure secondaire assez forte, issue de la principale et longuement prolongée vers le lobe latéral : les deux paires successives sont unies par de nombreuses branches de raccord. Une nervation semblable a été signalée autrefois par l'abbé Boulay pour un *Sassafras* du

Cantal (*4*) : *Sassafras cantalense* N. Boulay, qui n'a d'ailleurs pas été maintenu comme forme distincte. La particularité que nous observons dans notre spécimen de Saint-Marcel ne nous paraît pas suffisante pour isoler cette feuille par ailleurs si semblable aux feuilles actuelles et fossiles.

Nos feuilles de la vallée du Rhône se rattachent à une forme paléontologique très fréquente dans le tertiaire supérieur d'Europe : *Sassafras Ferrettianum* Mass., qui, de l'avis de tous les paléontologistes, se relie étroitement au *Sassafras officinale* Nees. de l'Amérique du Nord.

Parmi les gisements où cette forme a été rencontrée, signalons le Mont-Dore (*5*), les cinérites du Cantal (*6*), Las Clausades (*7*), Joursac, le Val d'Arno (*8*), Sinigaglia (*9*), les environs de Barcelone (*10*). Notons aussi qu'il existe déjà des *Sassafras* dans les flores arctiques d'Atané et de Patoot ; de même dans la flore de Sézanne (*11*).

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. de Théziers*, p. 35, Pl. III, f. 5-6 ; — 5, *Fl. pl. v. Rhône*, p. 19, f. 5.

2. Berry 1, *Not. on Sassafras*, p. 430.

3. Laurent 8, *Fl. Menat*, p. 128.

4. Boulay, *Fl. Mont-Dore, Append. fl. de Joursac*, p. 98, f. 21. — Marty, *Joursac*, p. 52, Pl. X, f. 1-2.

5. Boulay 6, *Mont-Dore*, p. 77, Pl. VII, f. 1-2, et *Fl. de Théziers*, Pl. IV, f. 1.

6. Laurent et Marty 3, *Cinér. Saint-Vincent*, p. 158, Pl. II, f. 4 ; IV, f. 2 ; V, f. 4-5 ; XII, f. 2-6 ; XIV, f. 1.

7. Marty 7, *Las Clausades*, p. 13, Pl. III, f. 6-7 ; IV, f. 1-5. Gisement remarquable par l'abondance et le polymorphisme des feuilles de *Sassafras*.

8. Gaudin et Strozzi, 2e *Mém.*, p. 50, Pl. X, f. 8.

9. Massal. et Scarab., p. 268, t. XII, f. 1-3 ; t. XIII, f. 1.

10. Almera 4, *Fl. alr. Barcelone*, p. 333, lam. 26, f. 1.

11. Cf. Saporta, *Orig. d. arbr.*, p. 224. — Heer, *Fl. foss. arct.*, VI, p. 74, Taf. XXXIX ; VII, p. 29 ; Taf. LV, f. 18. — Saporta, *Fl. Sézanne*, p. 78, Pl. VIII, f. 9-10.

Genre Cinnamomum.

Cinnamomum polymorphum Heer.

(Pl. IX, f. 9-11.)

1° Les feuilles de *Cinnamomum* sont nombreuses et polymorphes à Saint-Marcel. L'empreinte la plus complète est celle d'une feuille longue de 8 centimètres et qui atteint sa

plus grande largeur (3 centimètres) dans la moitié supérieure du limbe. Celui-ci, insensiblement atténué vers la base, se termine au sommet en pointe brusque. Deux fortes nervures latérales, émises sous un angle très aigu un peu au-dessus de l'insertion du pétiole, se rapprochent de la marge vers le tiers supérieur du limbe pour s'anastomoser, par une série d'arceaux, avec les secondaires issues de la médiane à la même hauteur. Des tertiaires en arcs successifs parcourent l'espace extérieur aux deux latérales. Des tertiaires flexueuses délimitent, avec les principales et avec des branches de quatrième ordre, des mailles polygonales, plus ou moins larges, souvent perpendiculaires à la médiane.

Nous représentons deux autres empreintes : l'une diffère du spécimen décrit plus haut par la forme du limbe, plus large et moins brusquement atténué vers le sommet et vers la base. L'autre présente un pétiole légèrement recourbé, long de 10 millimètres.

2° Les feuilles de Saint-Marcel se placent dans la série du *Cinnamomum polymorphum* Heer, espèce que l'on peut suivre (*1*) dans le Sud-Est, depuis les gypses d'Aix jusqu'au pliocène de Saint-Marcel, et qui est très commune dans les flores miocènes (*2*) de toute l'Europe. Dans les feuilles de cette série, il convient de remarquer particulièrement : les nervures suprabasilaires, la base atténuée, le limbe élargi dans sa partie supérieure (*3*).

Autour du *C. polymorphum* gravitent un grand nombre de variétés qui se trouvent souvent côte à côte dans le même gisement, sans qu'il soit possible d'établir entre elles des limites précises (*4*) : *C. ellipticum*, *geminum*, *acuminatum*, *transversum ; C. Buchii* Heer, *C. spectabile* Heer, *C. Scheuzeri* Heer. Parmi les empreintes semblables aux nôtres, signalons particulièrement *C. polymorphum* Heer [*Fl. tert. helv.*, II, Pl. XCIV, f. 21 et 22) ; *C. Buchii* Heer (*ibid.*, Pl. XCV f. 2, 3), Gaudin (2e *Mém.*, Pl. VIII, f. 3), Boulay (*Gergovie* Pl. VI, f. 73].

3° Le groupe du *Cinnamomum polymorphum* Heer est généralement considéré par les paléontologistes comme étroitement allié aux Camphriers de l'Extrême-Orient : *C. Camphora* Nees., *C. pedonculatum* Nees., *C. albiflorum* Bl., qui occupent

la région septentrionale de l'immense aire triangulaire où sont actuellement confinés les *Cinnamomum*, « triangle dont les sommets sont situés dans la partie occidentale de l'Inde anglaise, au Japon et en Australie » (*5*).

Bibliographie. — *1*. SAPORTA 27, Dern. adj. Flore Aix, *Ann. sc. n.*, 7 s., t. X, p. 32, Pl. VII, f. 1. (feuille très semblable à la nôtre, f. 11). — SAPORTA 2, Argiles de Marseille (*Ann. sc. n.*, 5 s., t. IX, p. 41, Pl. V, f. 1-4). — Cf. LAURENT 2, *Fl. vall. de l'Huveaune*, p. 187, Pl. II, f. 12-19). — SAPORTA 2, Armissan, *Ann. sc. n.*, 5 s., t. IV, p. 134). — BOULAY 3, *Fl. env. Privas*, p. 23, et 7, *Not. s. const. géol. env. Privas*, f. 1.

2. Cf. SCHIMPER, *Tr. pal. vég.*, II, p. 842. — MESCHINELLI, *Fl. tert. ital.*, p. 309. — ZITTEL, *Paléoph.*, p. 483. — Cf. spécialement BOULAY 8, *Fl. Gergovie*, p. 55, Pl. V, VI, VII. — LAURENT 5, *Fl. Niac*, *add.* p. 82. — MARTY 12, *Fl. Lugarde*, f. 7. — LAUBY 2, *Rech. pal.*, p. 125, 191. — ALMERA 4, *Fl. alr. Barcel.*, p. 334. — RÉROLLE, *Fl. Cerdagne*, p. 228, Pl. X, f. 5-6. — GAUDIN et STROZZI, 2e *Mém.*, p. 49, Pl. VIII, f. 3. — CAVARA, *Fl. Mongardino*, p. 751, Tav. V, f. 6-8. — MASSALONGO, *Fl. f. Senig.*, p. 263, Tav. VII, f. 10-13 ; Tav. VIII, f. 5, 9, 11, 12, 14, 16, 17. — HEER 1, *Fl. tert. helv.*, II, p. 88, Pl. XCIII, f. 25-28, Pl. XCIV.

3. LAURENT 8, *Fl. Menat*, p. 120.

4. BOULAY 8, *Fl. Gergovie*, p. 55. — FRITEL 2, *Cinnamom. fossil, de France.*

5. LECOMTE 1, *Lauracées de Chine et d'Indo-Chine*, p. 73.

Sterculiacées.

Genre BUETTNERIA.

Buettneria tiliæfolia (Al. Br.) Dep.

(Pl. XI, f. 1-3.)

1° Plusieurs empreintes de Saint-Marcel forment, avec la feuille de Théziers représentée par l'abbé Boulay en 1890 (*1*), une des plus remarquables séries de la flore pliocène du Rhône.

L'empreinte de Théziers (f. 2), malheureusement incomplète est nettement asymétrique, échancrée auriculée à la base : le bord est entier et le sommet atténué en pointe courte.

Le pétiole épais, conservé sur une longueur de près de 2 centimètres, aboutit à une espèce d'écusson d'où rayonnent neuf nervures que nous pouvons appeler primaires : la principale, trois vers la partie gauche du limbe, cinq vers la partie droite.

De la principale s'élèvent, — suivant un angle d'environ

45°, — à gauche cinq nervures, à droite six nervures secondaires ; on voit celles-ci, parallèles jusqu'à faible distance de la marge, se réunir là en arceaux réguliers.

Des cinq primaires de droite, les deux inférieures sont très courtes et non ramifiées ; les trois autres, — du côté inférieur seulement et sans que leur direction en soit sensiblement modifiée, sans apparence de dichotomisation, — produisent suivant un angle d'environ 45° des secondaires qui, en se recourbant près de la marge, forment une série d'arceaux semblables à ceux de la partie supérieure du limbe.

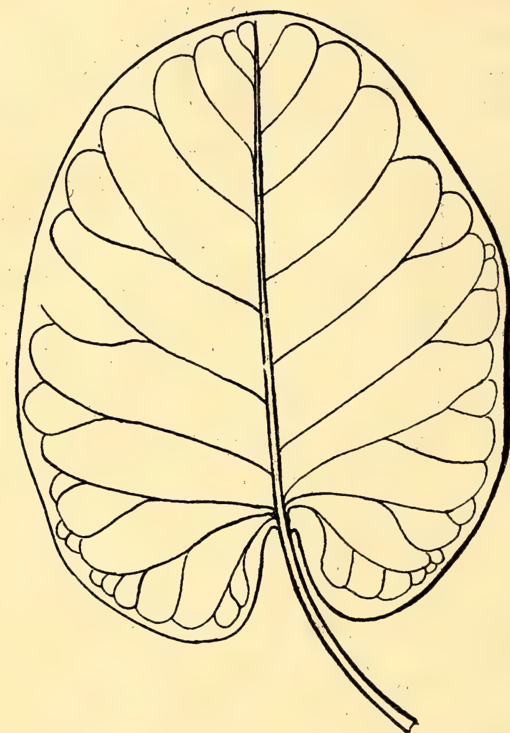


Fig. 27. — *Ficus nymphææfolia* L. (Herb. Muséum Paris). — Feuille réduite au 1/3.

Les nervures tertiaires, envisagées dans leur ensemble, décrivent de nombreux cercles concentriques, ayant comme centre l'écusson de base ; elles dessinent, avec les primaires et les secondaires, un réseau qui a l'aspect d'une toile d'araignée.

Si l'on considère l'intervalle de deux secondaires, celles-ci ressemblent aux deux montants d'une échelle, réunis par un grand nombre de rayons rapprochés, parallèles, un peu arqués, rarement bifurqués.

L'espace rectangulaire délimité par deux tertiaires est parcouru par des nervilles qui les découpent en espaces rarement rectangulaires, plus souvent pentagonaux et alternes, divisés à leur tour en petites mailles polygonales.

Les feuilles de Saint-Marcel appartiennent manifestement au même type. La première (f. 1), presque entièrement conservée, ne diffère de la feuille de Théziers que par des nuances secondaires. Son contour est moins asymétrique ; la base moins échancrée auriculée ne présente que huit nervures rayonnantes. Nervures secondaires, tertiaires, quaternaires, ultimes, sont tout à fait semblables.

Le deuxième spécimen de Saint-Marcel (f. 3) diffère des précédents par sa forme étroite, lancéolée, presque symétrique.

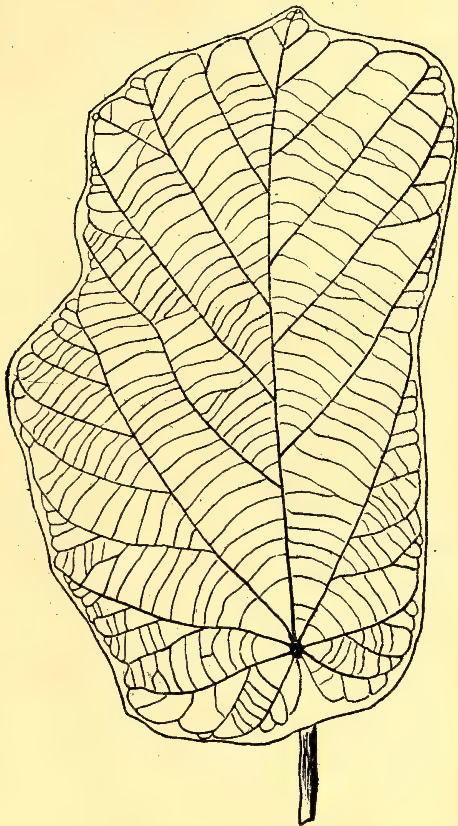


Fig. 28. — *Pterospermum acerifolium* Willd. (Herb. Muséum, Paris). — Réd. 1/2.

2° Si maintenant nous comparons nos empreintes avec celles d'autres gisements tertiaires, nous sommes immédiatement amené à les rapprocher d'une forme très commune dans la mollasse suisse: *Ficus tiliæfolia* (*2*). Cette espèce avec laquelle divers auteurs (*3*) ont placé en synonymie plusieurs formes paléontologiques, en particulier *Dombeyopsis grandifolia* Ung., *D. æqualifolia* Goepp., de Sotzka et de Silésie, est considérée par Heer comme étroitement alliée au *Ficus nymphææfolia* L. de l'Amérique du Sud ; ce rapprochement est encore admis par M. Lauby dans ses recherches paléophytologiques sur le Plateau Central (*4*).

Pour écarter l'assimilation de nos feuilles de la vallée du Rhône et de la Suisse avec le *Ficus nymphææfolia*, qu'il suffise de noter que les feuilles de ce Figuier diffèrent de nos

empreintes fossiles par des caractères nombreux et importants : leur symétrie est nettement bilatérale ; pas d'écusson basilaire d'où rayonnent 8-9 nervures primaires ; les nervures latérales de la base sont des secondaires issues distinctement de la principale, et une très faible portion du limbe est innervée par elles ; les secondaires, issues de la prin-

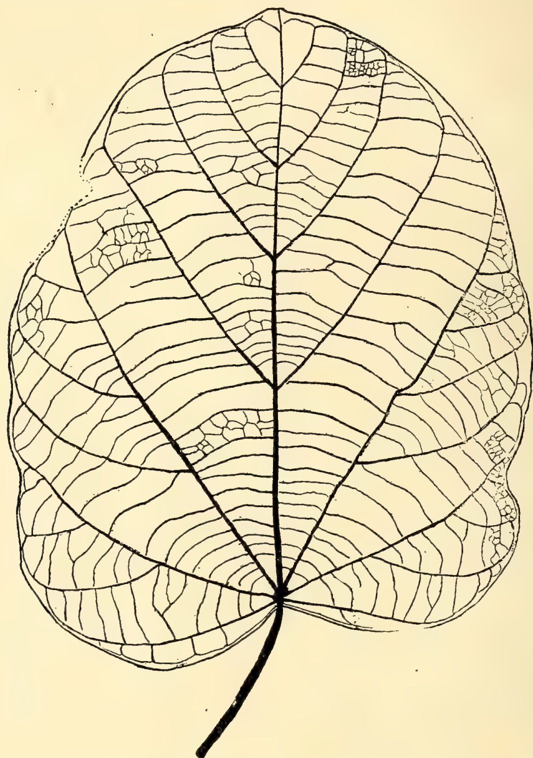


Fig. 29. — *Buettneria aspera* Colebr. (Herb. Muséum Paris). — feuille réd. de 1/3.

cipale suivant un angle de près de 80°, se bifurquent à une grande distance de la marge ; le réseau tertiaire n'est pas en échelle, mais formé d'espaces pentagonaux alternes, remplis eux-mêmes d'un réseau serré dont les derniers éléments sont de très petites mailles carrées (Cf. fig. 27 et 30[1] du texte).

Certaines feuilles de *Ficus tiliæfolia*, bien différentes d'ailleurs du *Ficus tiliæfolia* typique, ont été rapprochées par M. Laurent (5) de l'espèce du Cantal : *Paulownia europæ* Laur. Les feuilles de ce dernier type diffèrent de nos empreintes

par de multiples caractères et en particulier par la dichotomisation des nervures secondaires à la marge et le rejettement des nervures primaires basales aux ramifications, par l'écartement des anastomoses tertiaires, par le réseau ultime.

3° C'est parmi les Sterculiacées qu'il convient de rechercher les affinités de ces empreintes et de la plupart des feuilles dénommées *Ficus tiliæfolia*. En 1888 (*6*), G. de Saporta écrit : « Le *Ficus tiliæfolia*, si commun dans la mollasse suisse, paraît être un vrai *Pterospermum* à feuilles entières le long des bords et sensiblement inégales à la base, échancrées en cœur. » En 1890, l'abbé Boulay rapporte à ce genre la feuille de Théziers, qu'il représente dans son article de la *Revue de Lille* (f. 9). M. Laurent (*7*), en 1912, à propos de l'empreinte de Menat, rapportée par Heer à *Ficus tiliæfolia*, rappelle l'opinion de Saporta. Récemment (*8*), dans la revision de la flore tertiaire de Silésie, sans faire allusion aux comparaisons proposées antérieurement pour *Dombeyopsis grandifolia*, *D. æqualifolia*, avec *Ficus tiliæfolia*, F. Meyer rapporte ces espèces au genre *Buettneria* et considère comme particulièrement voisin *B. aspera* Colebr., arbrisseau grimpant des forêts tropicales de l'Extrême-Orient.

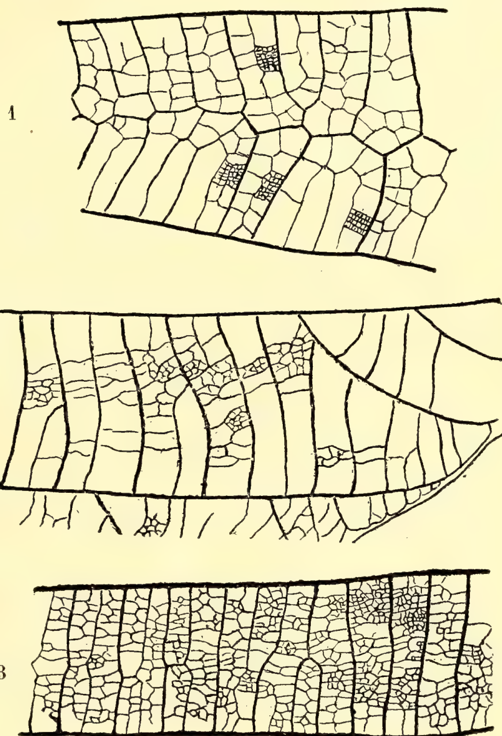


Fig. 30. — Nervation comparée de *Ficus nymphææfolia* (1) ; de *Pterospermum acerifolium* (2) ; de *Buettneria aspera* (3).

Nous avons pu examiner au Muséum les feuilles d'un grand nombre de Sterculiacées et particulièrement celles des genres *Dombeya*, *Sterculia*, *Pterospermum*, *Buettneria*.

Les relations apparaissent immédiatement plus étroites avec les genres *Pterospermum* et *Buettneria*.

Les feuilles de *Pterospermum* (*Pt. acerifolium*, *Pt. diversifolium*) ont une dissymétrie accentuée ; la forme, variable, est rectangulaire, polygonale, anguleuse, à sinuosités plus ou moins profondes ; elles sont peltées ou échancrées auriculées. Les nervures secondaires issues de la médiane occupent une portion considérable du limbe, tandis que la première paire de basilaires atteint rarement la marge au delà de la moitié du limbe. Entre les nervures tertiaires, en échelle, des mailles souvent rectangulaires, parfois pentagonales, alternes, subdivisées en fines mailles polygonales (Cf. f. 28 et 30^2 du texte).

Les feuilles de *Buettneria* sont symétriques ou dissymétriques. Rondes ou ovales arrondies, elles sont échancrées, cordées à la base et brusquement acuminées au sommet. La première paire basilaire s'élève vers la marge jusqu'au tiers supérieur du limbe. Entre les tertiaires, des mailles polygonales rarement rectangulaires, subdivisées en un fin réseau ultime (Cf. f. 29 et 30^3 du texte).

Si nous faisons la somme des ressemblances, ce sont les feuilles de *Buettneria* qui présentent le plus grand nombre de points comparables avec nos empreintes et avec celles de la série miocène de Suisse. Si à cela nous ajoutons que les *Buettneria*, par leur répartition et leurs exigences actuelles (*9*), cadrent mieux que les *Pterospermum* avec le reste de notre flore, il sera légitime, semble-t-il, de conclure, — comme l'a fait F. Meyer pour les empreintes de Silésie, — à la présence du genre *Buettneria* dans la vallée du Rhône pliocène. Nous maintenons le terme *tiliæfolia,* qui nous paraît être le plus ancien nom spécifique utilisé pour les feuilles de la présente série.

Bibliographie. — *1.* Boulay 5, *Fl. pl. v. Rhône*, p. 22, f. 9.

2. Heer Taf., *Fl. tert. helv.*, II, p. 68, Taf. LXXXIII, f. 3-12; Taf. LXXXIV, f. 1-6 ; III, p. 183, Taf. CXLII, f. 25; Taf. CLII, f. 14.

3. Cf. Heer, *loc. cit.* — Friedrich, *Beitr. z. Kenntn. d. Tertiarfl. d. Prov. Sachs.*, p. 103. — Schimper, *Tr. pal. vég.*, II, p. 746. — Meschinelli, *Fl. tert. it.*, p. 288.
4. Lauby 2, *Rech. pal.*, p. 81.
5. Laurent 3, *Cinér. Saint-Vincent*, p. 253, Pl. XX, f. 1, 2, 3, fig. text. 54. — Ettingshausen 7, *Fl. v. Bilin*, Taf. XXV, f. 4, 5, 10.
6. Saporta 26, *Orig. des arbr.*, p. 274.
7. Laurent 8, *Menat*, p. 100, f. 51.
8. Krausel, *Pflanz. Schles.*, p. 174, Taf. XVII, f. 2, 3, 4 ; Taf. XXVI, f. 12.
9. Cf. *Flore d'Indo-Chine, Gagnepain, Sterculiacées*, p. 519. — Kinz., *Flora of Burma*, I, p. 151. — Cf. Hochreutiner, *Plant. bogor.*

Zanthoxylacées.

Genre Zanthoxylon.

Zanthoxylon juglandinum Heer.

(Pl. XI, fig. 8.)

Dans la liste sommaire des fossiles de Saint-Marcel (*1*), l'abbé Boulay a signalé deux espèces de *Zanthoxylon*. Nous n'avons point retrouvé les empreintes qui lui ont servi à déterminer *Z. serratum* Heer. *Z. juglandinum* Heer est représenté par une petite feuille, longue de 20 millimètres sur 13 de largeur ; au limbe parcouru par une forte nervure médiane et par une demi-douzaine de nervures secondaires, émises suivant un angle d'environ 45°, camptodromes, peu distinctes des tertiaires avec lesquelles elles délimitent des mailles remplies d'un réseau serré ; la présence d'organes glanduleux épars dans le parenchyme et dans le voisinage de la marge est intéressante à signaler.

Si l'empreinte de Saint-Marcel peut se placer à côté de celle de Suisse (*2*) et suffire pour indiquer la présence d'un genre à affinités tropicales, il ne nous paraît pas possible, avec cet échantillon unique, de préciser celle des nombreuses espèces actuelles avec laquelle il présente le plus d'affinités.

Bibliographie. — *1.* Boulay 6, *Fl. Mont-Dore*, *App.* p. 102.
2. Heer 1, *Fl. t. helv.*, III, p. 86, Pl. CXXVII, f. 23-25.

Rosacées.

Genre Pirus.

Pirus canescens Spach.

(Pl. XI, f. 7; fig. 31 dans le texte.)

1° « Feuille obovée, oblongue, subobtuse au sommet, atténuée vers la base, denticulée au-dessus du milieu ; dents superficielles très obtuses (5-6 par 10 millimètres de contour) ; 8-9 paires de nervures secondaires faisant avec la médiane un angle de 35° et donnant lieu vers les bords à un réseau compliqué, tel qu'on le voit sur les feuilles de Poiriers actuels. Longueur du limbe 5 centimètres, largeur 28 millimètres; le pétiole complet mesure 7 millimètres. C'est l'empreinte de la face supérieure de la feuille, la face inférieure engagée par son tomentum dans le sédiment s'étant prêtée avec plus de difficulté à l'isolement.

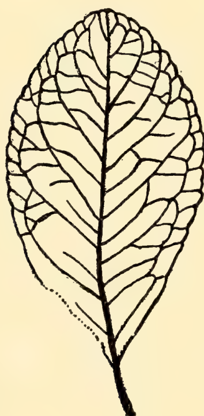


Fig. 31. — *Pirus canescens* Spach (Cf. Boulay, *Fl. vall. du Rhône*, f. 8). Théziers.

« L'empreinte est noire, lorsque toutes les autres sont jaunes ; ce fait exceptionnel correspond à la propriété des feuilles de Poirier de noircir par la dessiccation ou au début des phénomènes de décomposition qu'elles ont à traverser. Cette feuille est tellement semblable à celles du *Pirus canescens* Spach conservées dans l'herbier des frères Audibert qu'il n'y a pas lieu de chercher une autre dénomination. L'existence d'un Poirier dans les temps pliocènes non loin de l'emplacement actuel de Théziers est un fait certainement très remarquable. »

A cette description et aux remarques de l'abbé Boulay (*1*), ajoutons seulement que l'existence du genre *Pirus* a été reconnue dans la flore oligocène de Célas par Laurent (*2*) en 1899.

Bibliographie. — *1.* Boulay, *Fl. Théz.*, p. 48. — Id. 5, *Rev. Lille*, p. 21, f. 8.
2. Laurent, *Fl. Célas*, p. 138, Pl. XIV, f. 16 (*P. elongata* Laur.).

Légumineuses.

Robinia Cf. *R. Pseudoacacia* L.
(Pl. XI, f. 9, 10.)

L'abbé Boulay a figuré, dans la *Flore de Théziers* (Pl. V, f. 10), une petite feuille qu'il a rapportée à *Cassia lignitum* Heer. « Ce nom, dit-il, n'a d'autre portée que de rappeler la présence de Légumineuses à l'époque pliocène dans la vallée du Rhône. » Il est difficile en effet d'arriver à des déterminations, — même génériques, — précises pour les empreintes foliaires de ce groupe, assez nombreuses dans nos gisements. Cependant, quelques feuilles de Saint-Marcel nous permettent de supposer qu'une forme de *Robinia*, voisine du *R. Pseudoacacia*, existait dans l'Ardèche pliocène comme dans le Massif Central. Les folioles que nous représentons, — isolées ou associées, — peuvent être rapprochées de celles de Lugarde, de Joursac, des cinérites de Saint-Vincent et de Las Clausades (*1*).

Bibliographie. — *1. R. Pseudoacacia* L. : Marty 4, *Joursac*, p. 67, Pl. XIII, f. 8, 9. — Id., 7, *Las Clausades*, p. 17, Pl. V, f. 7.

R. arvernensis Laur. : Laurent 3, *Saint-Vincent*, p. 186, Pl. XIV, f. 5, 9, 10, 11. — Marty 12, *Lugarde*, Pl. I, f. 10.

Acéracées.

Genre Acer.

Acer opulifolium Vill. *pliocenicum* Sap. et Mar.
(Pl. XII, f. 9.)

Nous représentons (Pl. XII, f. 9) une feuille d'Érable signalée, mais non figurée en 1890, dans la flore de Théziers. « Remarquable par la forme aiguë et étroite du sinus qui s'avance entre le lobe terminal et les lobes latéraux, par son contour garni de dents larges, subobtuses, peu profondes (*1*). » Elle reproduit le type de l'*A. opulifolium* Vill., de la flore de Meximieux (*2*). Recueilli dans ce dernier gisement, dans le Cantal (*3*), représenté dans les flores de Cerdagne (*4*), d'Œningen (*5*), de Manosque (*6*) et même de Sézanne (*7*), *Acer opu-*

lifolium a été rencontré aussi dans les gisements quaternaires de Provence (*8*), et il habite encore de nos jours le Jura, les Cévennes, les Pyrénées, les Alpes, d'où il s'étend jusqu'au Caucase et en Perse.

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 49.

2. Sap. et Mar., 3, *Meximieux*, p. 152, Pl. XXXV, f. 2-6.

3. Laurent et Marty 3, *Cinér. Saint-Vincent*, p. 203, Pl. XIV, f. 2 ; Pl. XVIII, f. 4 ; Pl. XX, f. 4.

4. Rérolle, *Cerdagne* (*Acer subrecognitum* Rér.), p. 371, Pl. XIII, f. 4.

5. Saporta 9, Végét. plioc. (*B. S. G. F.*, 3e sér., t. I, p. 229) (*Ac. opuloides* Heer ; *A. brachyphyllum* Heer).

6. Saporta 31, *Fl. provenç.* (*A. recognitum* Sap.), p. 10. — Saporta 2, Étud. S.-E. (*Ann. sc. n.*, s. 5, t. VIII, p. 103, Pl. XIII, f. 7.

7. Langeron, *Fl. foss. de Sézanne*, I, Pl. V, f. 6 (*Acer antiquum* Lang., fruit très semblable à celui d'*A. opulifolium*).

8. Fritel 5, *Bull. Mus. hist. nat.*, 1920, p. 686.

Acer lætum C. A. Mey. *pliocenicum* Sap. et Mar.

(Pl. XV, f. 7.)

La partie conservée de notre feuille de Théziers présente une base profondément échancrée ; du sommet du pétiole, cinq nervures rayonnent vers des lobes séparés par des sinus largement concaves. Cette feuille, très semblable à la feuille actuelle représentée (Pl. XV, f. 6), nous paraît devoir rentrer dans le groupe très large de l'*Acer lætum* C.-A. Mey, représenté par de nombreuses empreintes à Meximieux (*1*), au Mont-Dore (*2*), dans les flores du Cantal (*3*), en Cerdagne (*4*), à Ceyssac (*5*) et — fait intéressant à rappeler — dans l'éocène de Sézanne (*6*). On peut suivre les représentants actuels de ce groupe d'Érables (*7*) depuis l'Asie Mineure et le Caucase jusqu'à l'Extrême-Orient.

Bibliographie. — *1.* Saporta et Mar. 3, *Fl. Mexim.*, p. 150, Pl. XXXIV, f. 2-3.

2. Boulay 6, *Fl. Mont-Dore*, p. 87, Pl. IX, f. 1-3.

3. Laurent 3, *Cinérites de Saint-Vincent*, p. 192, Pl. XV, f. 1-2, XVI, f. 7. — Marty 4, *Joursac*, p. 57, Pl XI, f. 3. — Id. 6, *Capels*, p. 18, Pl. III, f. 6.

4. Rérolle, *Cerdagne*, p. 374, Pl. XIV, f. 2.

5. Saporta 9, *B. S. G. F.*, p. 226, 1873.

6. Langeron, *Fl. Sézanne*, fasc. II, p. 35, Pl. III, f. 4, 6 ; Pl. IV, f. 6.

7. Saporta et Marion, *Mexim.*, p. 150 ; Pax, *Aceraceæ*, p. 48.

Acer pyrenaicum Rér.

(Pl. XII, f. 3-5, et fig. 32 dans le texte.)

1º De Saporta (*1*) signale en 1872 une feuille qu'il rapporte à l'*Acer triangulilobum* Gœpp. (fig. 32 texte); cette détermination n'est pas admise par l'abbé Boulay (2), qui voit dans le spécimen de Théziers une forme comparable avec un Érable de Cerdagne (*3*) : *Acer pyrenaicum* Rér.

Deux échantillons de Vacquières, provenant des collections de l'Institut Catholique de Paris, trouvent leur place à côté de l'*Acer pyrenaicum* de Cerdagne et du Cantal (*4*) ; ils présentent les caractères que Rérolle attribue à son *Acer pyrenaicum* : « limbe trilobé, à lobes un peu massifs, triangulaires, aigus, mais non acuminés, le lobe médian demeurant plus fort, les latéraux courts, peu divergents, une base faiblement échancrée, arrondie, à bord entier, tandis que, sur le reste du pourtour, les bords se festonnent de petites dents ou crénelures ; des nervures primaires et secondaires fortes. »



Fig. 32. — *Acer triangulilobum* Gœpp. (Cf. Sap. et Mar., *Fl. Vacq.* Pl., VIII, f. 9).

2º Les relations de l'*A. pyrenaicum* Rér. avec les espèces actuelles ne sont pas évidentes. Dans la *Flore de Saint-Vincent*, Laurent cite, comme espèces voisines, *A. opulifolium* et *A. Pseudo-Platanus;* plus tard, dans la *Flore de Niac*, il ne retient que *A. Pseudo-Platanus.* C'est de cette dernière espèce que nos feuilles se rapprochent par l'ensemble de leur nervation et de leur forme ; elles diffèrent de l'*A. opulifolium,* dans lequel les sinus latéraux sont habituellement plus aigus et les lobules du lobe médian plus accentués.

3º *Acer Pseudo-Platanus*, — qui occupe actuellement une aire géographique très étendue, depuis l'Océan Atlantique jusque dans la Grèce, la Turquie, le Caucase et depuis la

Méditerranée jusqu'au 59° de latitude nord, — est une forme ancienne d'Érable. M. Langeron (*5*) trouve dans les travertins éocènes de Sézanne une empreinte pour laquelle il est difficile d'admettre une autre détermination et certaines empreintes des terres arctiques, — par exemple celles d'*Acer otopteryx* Gœpp. d'Islande (*6*), — ne sont pas sans présenter de grandes ressemblances avec celles de Sézanne et avec les nôtres. Gaudin (*7*) a retrouvé dans le pliocène d'Italie des feuilles qu'il a rapprochées de ce même *A. otopteryx* et qui sont également voisines des nôtres.

Bibliographie. — *1.* Saporta et Mar. 2, *Fl. Vacquières*, p. 284, Pl. VIII, f. 9 (*A. triangulilobum* Gœpp.).
2. Boulay 4, *Théziers*, p. 43.
3. Rérolle, *Cerdagne*, p. 368, Pl. XII, f. 2-6.
4. Laurent 3, *Cinér. Saint-Vincent*, p. 200, Pl. XV, f. 3. — Id., *Niac*, p. 56, Pl. VIII, f. 6, IX, f. 1.
5. Langeron, *Fl. Sézanne*, fasc. II, p. 29, Pl. IV, f. 1.
6. Heer 7, *Fl. foss. arct.*, I ; *Fl. Island*, p. 152, t. XXVIII, f. 1-13.
7. Gaudin, 6e *Mém.*, p. 20, Pl. IV, f. 8.

Acer cf. *pyrenaicum* Rér. ? (*Tilia crenata* N. Boulay)
(Pl. XIII, f. 1.)

Foliis subæque longis ac latis, basi truncatis, brevissime sublobatis, lobis obtuse crenatis, basi trinervibus; nervis secundariis basilaribus 4-5 nervulos e latere externo emittentibus; cætera desunt.

Nous avons comparé minutieusement, avec les feuilles de *Tilia argentea*, indiqué par l'abbé Boulay comme espèce très voisine, l'empreinte de *Tilia crenata* dont nous venons de rappeler la diagnose (*1*). Si certaines feuilles de *T. argentea* ont une forme trilobée et une denticulation obtuse, les nervures secondaires et tertiaires aboutissent directement aux dents en craspédodromie, tandis que, dans la feuille fossile, elles s'anastomosent en arceaux qui donnent à la nervation de la marge une allure toute différente. De plus, nous ne retrouvons pas ici le réseau tertiaire en échelle des feuilles de Tilleul.

La détermination proposée par l'abbé Boulay ne nous paraît

donc pas pouvoir être maintenue. « L'attribution générique de cette empreinte est très embarrassante, » d'autant plus que l'état de conservation est défectueux et le contour bien indécis. Pour notre part, nous serions enclin à voir simplement en elles une feuille de l'un des nombreux Érables de la région et à la placer dans la série de l'*Acer pyrenaicum.*

Bibliographie. — *1*, Boulay, *Fl. Théziers*, p. 46, Pl. VII, f. 1.
2. Dans une lettre adressée à l'abbé Boulay peu de temps après la publication de la *Flore de Théziers*, G. de Saporta fait des réserves sur *Tilia crenata* et y voit soit un *Grewia*, soit un *Acer.*

Acer Nicolai N. Boul.

(Pl. XII, f. 6-8.)

L'abbé Boulay (*1*) a réuni sous le nom d'*Acer Nicolai* une série de feuilles à trois lobes courts, inégaux, peu divergents, garnis de dents obtuses et peu nombreuses (3-4 de chaque côté) ; du sommet du pétiole, partent deux paires de nervures latérales; la paire inférieure est courte; la nervure médiane fait avec les autres un angle aigu (30°-35°).

M. Pax (*2*) a mis l'*Acer Nicolai* en synonymie avec *A. integrilobum*, rapprochement que M. Laurent (*3*) trouve un peu forcé. Il nous semble, en effet, que l'*Acer Nicolai* doit se placer plutôt à côté des petites feuilles de Cerdagne rapportées par Rérolle à *Acer pyrenaicum*; la figure 3 (Pl. XII) de Rérolle et la figure 13 (Pl. VI) de Boulay sont voisines. Les empreintes que nous représentons ici n'en diffèrent que par d'assez faibles nuances. Si l'*Acer Nicolai* ne représente pas une espèce, il est cependant utile, nous semble-t-il, de conserver ce nom pour rappeler la fréquence, particulièrement à Théziers, de feuilles d'*Acer*, caractérisées par leurs dimensions restreintes, la petitesse des lobes et la faible divergence des nervures latérales. *A. Nicolai* constituerait une variété de l'*Acer pyrenaicum* Rér.

Bibliographie. — *1*. Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 44, Pl. VI, f. 13-14.
2. Pax, *Aceraceæ*, p. 65.
3. Laurent 3, *Cin. Saint-Vincent*, p 197

Acer decipiens Heer et *Acer integrilobum* Weber.
(Pl. XII, f. 10-14.)

Dans une étude synthétique consacrée à un groupe d'Érables fossiles, M. Laurent (*1*), s'inspirant des synonymies de Heer, Schimper et Pax, a réuni une série de feuilles dans laquelle on peut « reconnaître qu'on a nommé la plupart du temps *Acer decipiens* Heer des feuilles à lobes à peu près égaux et très divergents entre eux, — et *Acer integrilobum*

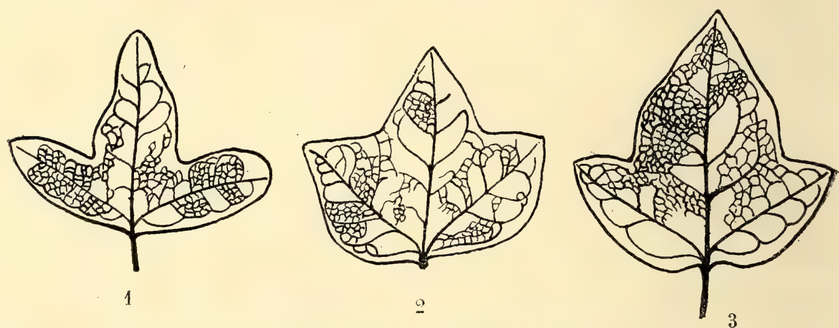


Fig. 33. — *Acer creticum* L. (Herb. Muséum, Paris).

Web., des feuilles à lobes très inégaux et faisant entre eux un angle aigu ». Il tend à considérer ces espèces comme deux formes distinctes seulement dans leurs termes extrêmes, et, les comparant avec les Érables actuels, il conclut à un rapport plus évident avec les formes orientales (*Acer orientale* L., *A. creticum* L... Cf. Pax, *Acer*, p. 65, pour la synonymie). Toutefois, il n'affirme aucun rapprochement spécifique et n'exclut pas les affinités possibles avec l'Érable de nos pays *A. monspessulanum* L., et avec les Érables d'Extrême-Orient, tels que *A. Paxii* Franch., *A. discolor* Max., *A. pictum* Thb.

Plusieurs feuilles de Saint-Marcel se laissent ranger dans la série de l'*Acer decipiens* et de l'*A. integrilobum*, telle que la comprend M. Laurent.

Une première feuille (Pl. XII, f. 10), remarquable par ses trois lobes largement divergents, nous paraît comparable avec *Acer creticum* L. *pliocenicum* Sap. (*2*), *A. decipiens* Heer (*3*), *A. pseudocampestre* Ung. (*4*), *A. trimerum* Mass. var. *decipiens* (*5*).

Elle est, d'autre part, voisine d'*Acer creticum* L. (fig. 33[1] dans le texte).

Une deuxième feuille (Pl. XII, f. 11) se distingue de la précédente par ses lobes à base élargie et sommet acuminé. Elle se laisse rapprocher de *Acer trimerum* v. *decipiens* Mass. (*6*), *A. triænum* v. *integrilobum* Mass. (*7*), *A. pseudo-campestre* Ung. (*8*). Par la forme acuminée de ses lobes, cette feuille s'écarte du type habituel de l'*Acer creticum*, comme de l'*Acer monspessulanum*, pour se rapprocher plutôt des feuilles trilobées du groupe de l'*A. lætum* (*9*).

La feuille 12, légèrement cordiforme à la base, à trois lobes triangulaires, courts, trapus, au sommet aigu sans qu'il soit acuminé, se place à côté de *Acer trimerum* v. *decipiens* Mass. (*10*), *A. trimerum* v. *obtusilobum* Mass. (*11*), *A. Gaudini* Schimp. (*12*). Il convient de rapprocher de ce même *Acer Gaudini* (*13*) notre feuille 13, au lobe médian plus développé que les lobes latéraux. Deux feuilles d'*Acer creticum* L. de l'Herbier du Muséum (fig. 33 [2] et [3] dans le texte) reproduisent les traits des deux empreintes précédentes.

Une dernière feuille (Pl. XII, f. 14) est caractérisée par la faible divergence des lobes ; ceux-ci sont insensiblement atténués et de taille très inégale. Elle peut être comparée avec *Acer integrilobum* Web. des lignites du Rhin (*14*), de Bilin (*15*) et du Cantal (*16*), *A. ribifolium* Gœpp. (*17*), de Schossnitz. Nous n'avons pas vu dans les herbiers du Muséum de feuille semblable, parmi les échantillons d'*A. creticum*; elle se rattacherait plutôt à des formes trilobées de l'*Acer lœtum* C. A. Mey, ou mieux encore à l'*Acer Paxii* Franch.

Les feuilles de Saint-Marcel constituent donc une remarquable série dont les termes se placent entre les formes extrêmes : *Acer decipiens* et *Acer integrilobum*. Les feuilles 10, 12, 13, sont très voisines de celles d'*Acer orientale* L. ; la feuille 11 nous paraît pouvoir être rapprochée d'*A. lætum*, tandis que l'empreinte (f. 14) semble avoir plus d'affinités avec *Acer Paxii*.

Bibliographie. — *1. Cinérites Saint-Vincent*, p. 194.
2. SAPORTA 18, *Mond. d. Plantes*, p. 345, f. 109.
3. HEER 1, *Fl. tert. helv.*, Pl. CXVII, f. 20.

4. UNGER 1, *Chlor. protog.*, Taf. XLIII, f. 7.
5. MASS. et SCARAB., *Fl. Senig.*, Tav. XVIII, f. 6.
6. *Ibid.*, Tav. XVIII, f. 7.
7. *Ibid.*, Tav. XV-XVI, f. 6.
8. UNGER 1, *Chl. prot.*, Taf. XLIII, f. 2.
9. *Fl. Jours.*, p. 56, Pl. XI, f. 1. M. Marty 4, fait la même remarque au sujet des feuilles d'*A. decipiens* de Joursac et de Bouzarin (BOUL., *Not. sur const. géol. env. Privas*, Pl. I, f. 6).
10. MASSAL. et SCARAB., *loc. cit.*, t. XVIII, f. 4.
11. *Ibid.*, f. 5.
12. GAUDIN, 6e *Mém.*, Pl. IV, f. 3.
13. *Ibid.*, f. 1.
14. WEBER, *Nierderrh. Braunk.*, t. V, f. 5 *b*.
15. ETTINGSH. 7, *Fl. v. Bilin*, III Th., p. 22, Taf. XLV, f. 2.
16. LAURENT, *Cinér. Saint-Vincent*, Pl. XVI, f. 4.
17. GŒPPERT, *Fl. v. Schossnitz*, Taf. XXII, f. 18. — KRAUSEL, *Pft. Schles.*, p. 170, Taf. XV, f. 12.

Sapindacées.

Genre SAPINDUS.

Sapindus bilinicus Ett.

(Pl. XV, f. 10-12.)

La feuille que l'abbé Boulay (*1*) signale comme voisine de *Sapindus bilinicus* Ett. (f. 12) présente un limbe long de 5 centimètres sur 18 millimètres de largeur, légèrement asymétrique à la base, insensiblement atténué vers le sommet. Émises suivant un angle très ouvert, les nervures secondaires s'infléchissent et se réunissent en une série d'arceaux très rapprochés de la marge ; entre elles, des intercalaires et les nervules tertiaires délimitent un réseau à mailles polygonales, souvent parallèles aux nervures secondaires. Deux autres feuilles présentent des caractères identiques.

Par leur forme et leur nervation, nos empreintes se placent à côté de celles de *Sapindus bilinicus* Ett. Elles indiquent la persistance dans la vallée du Rhône d'un genre à tendances tropicales recueilli déjà dans l'oligocène de Célas (*2*), abondamment représenté à Rochessauve (*3*), en Suisse (*4*), à Bilin (*5*). Les espèces actuelles habitent l'Amérique équatoriale, l'Afrique tropicale, les Indes orientales, le Japon. Il nous paraît difficile d'assimiler nos feuilles de Théziers à

celles d'une espèce actuelle. Signalons cependant, parmi les feuilles comparables avec les nôtres par leur forme et leur nervation, celles d'une espèce du Japon: *S. Mukurossi* Gærtn., dont nous avons observé d'excellents spécimens dans l'Herbier du Muséum. C'est aussi de cette espèce japonaise que M. Laurent a rapproché une empreinte de *Sapindus* des cinérites du Cantal (*6*), *S. falcifolius* Al. Br.

Bibliographie. — *1*. Boulay 5, *Rev. de Lille*, p. 22.
2. Laurent 1, *Fl. Célas*, p. 126, Pl. XIII, f. 7-8.
3. Boulay 3, *Fl. tert. env. Privas*, p. 29.
4. Heer 1, *Fl. tert. Helv.*, III, p. 61, Pl. CXIX-CXXI.
5. Ettingsh. 7, *Fl. v. Bilin*, III Th., p. 24, Pl. XLVI-LXVII.
6. Laurent 3, *Saint-Vincent*, p. 203, f. 38 et 39 texte.

Célastracées.

Genre Celastrus.

Celastrus gardonensis Sap. et Mar.

(Pl. XIV, f. 12, 14, 16.)

Aux deux feuilles recueillies la première à Vacquières, par G. de Saporta et Marion (*1*), la deuxième par l'abbé Boulay dans les marnes de la tuilerie près la gare de Théziers (*2*), nous ajoutons une empreinte de Saint-Marcel, de plus grandes dimensions, au limbe atténué inférieurement vers le pétiole, au bord garni de crénelures larges et obtuses ; les nervures secondaires sont reliées entre elles par des veines obliquement transversales dessinant un réseau vers la marge. Notons ici que la denticulation de la feuille de Vacquières des collections de Saporta au Muséum (Pl. XIV, f. 14) n'est pas représentée d'une manière très exacte ; les crénelures sont en réalité plus larges et plus obtuses que ne l'indique le dessin, reproduction de celui de G. de Saporta.

Les trois feuilles de *Celastrus* de la vallée du Rhône constituent une série qui nous paraît particulièrement comparable avec les feuilles de *Celastrus cassinoides* L'Hér. des Canaries. De cette dernière espèce, déjà indiquée par de Saporta comme la plus voisine du *Celastrus* de Vacquières, nous représentons

quelques feuilles dont la forme et la nervation feront ressortir les ressemblances avec nos empreintes (Pl. XIV, f. 13, 15.)

Bibliographie. — *1. Fl. Vacq.*, p. 284, Pl. VIII, f. 11. *2. Fl. Théz.*, p. 42, Pl. VI, f. 5.

Ilicacées.

Genre Ilex.

Ilex balearica Desf.

(Fig. 34 dans le texte.)

Nous reproduisons ci-contre le dessin donné, en 1890, par l'abbé Boulay (*Rev. de Lille*, p. 21, f. 7), d'une feuille d'*Ilex balearica* Desf. Longue de 3 centimètres sur 2 de largeur, elle est parcourue par une forte nervure médiane et six paires de nervures secondaires, peu distinctes, réunies par des anastomoses arquées à peu de distance de la marge. La moitié supérieure est garnie de quelques dents ascendantes et situées dans le plan du limbe.



Fig. 34. — *Ilex balearica* Desf. (Cf. Boulay 5, *Fl. vall. du Rhône*, f. 7). Théziers.

Ilex balearica est généralement considéré comme une race méridionale de notre houx indigène. Sa présence dans la flore du Mont-Dore a été signalée en 1912 par M. Marty (11 *Trois esp. nouv. fl. foss. Mass. Centr.*, p. 9, fig. p. 5).

Ilex canariensis Poir.

(Pl. XV, f. 1-5.)

L'abbé Boulay a représenté dans la *Flore de Théziers* (p. 39, Pl. VI, f. 3) une empreinte qui « coïncide absolument, dit-il, avec certaines feuilles de l'*Ilex canariensis* recueillies à l'île de Ténériffe, par Bourgeau en 1855, n° 1358 ». A cette feuille (f. 2 de notre planche XV), « de forme lancéolée, légèrement ondulée aux bords, aux nervures immergées dans le parenchyme et protégées par un épiderme très épais », au limbe élargi dans le tiers inférieur, nous ajoutons deux spé-

cimens de Saint-Marcel, remarquables par leur forme elliptique : ils se superposent presque exactement à des feuilles actuelles d'*Ilex canariensis*. La feuille f. 5 (Pl. XV) et la feuille f. 1 proviennent du même rameau.

G. de Saporta et Marion ont signalé de même à Meximieux une feuille parfaitement conforme par tous ses caractères avec celles d'*Ilex canariensis* (*Fl. Mex.*, p. 165, Pl. XXXVI, f. 1).

Rhamnacées.

Genre Berchemia.

Berchemia multinervis Heer.
(*Berchemia volubilis* D. C.)
(Pl. XV, f. 8-9.)

1° Une feuille étroite, lancéolée, longue de 9 centimètres sur 2 centimètres de largeur. Onze paires de nervures secondaires, émises sous un angle très aigu, parallèles ; leurs extrémités s'infléchissent à la marge et servent successivement de bordure au limbe ; nervures tertiaires nombreuses et serrées.

Cette feuille est signalée par l'abbé Boulay, dans la liste sommaire de Saint-Marcel, comme une race très saillante, ou une sous-espèce de *Berchemia multinervis* Heer (*B. lanceolata* N. Boul.). Elle est, en effet, plus étroite que la plupart des feuilles fossiles (*1*), qui, dans l'Europe miocène et pliocène, correspondent au type actuel de *Berchemia volubilis* D. C. de l'Amérique du Nord. Mais cette dernière espèce présente des écarts assez considérables dans sa gamme foliaire, des feuilles étroites allongées et des feuilles courtes et à base élargie. Il n'y a donc pas lieu, semble-t-il, d'attacher une importance considérable à la forme de notre empreinte de Saint-Marcel, et nous l'inscrivons, à côté de la feuille du Cantal, parmi les spécimens européens du *B. volubilis* D. C.

Bibliographie. — *1. Berchemia multinervis* Heer 1, *Fl. tert. helv.*, III, p. 77, Taf. CXXIII, f. 9-18. — Cf. Saporta 2, Études Fl. S.-E. Bois d'Asson (*Ann. sc. n.*, 5e s., t. VIII, p. 107, Pl. XII, f. 2-3). — Boulay 3, *Not. fl. env. Privas*, p. 30. — *B. prisca.* Saporta 2, Ét. Fl. S.-E., Armissan (*Ann. sc. n.*, 5e s., t. IV, p. 194, Pl. XI, f. 1).

B. volubilis D. C. Cf. Laurent 2, *Fl. de l'Huveaune*, p. 198, Pl. II, f. 22. — Id. 3, *Fl. Cinérites Saint-Vincent*, p. 208, Pl. XVII, f. 9.

Cornacées.

Genre Cornus.

Cornus sanguinea L.?

(Pl. XIV, f. 11.)

Le genre *Cornus* a laissé des restes non douteux dans la flore pontienne des environs de Privas. Si nous nous rapportons à l'analyse des caractères foliaires donnée par M. Laurent (*1*), la feuille représentée ci-contre (fig. 35, texte), du mont Charay, se rapproche de *Cornus sanguinea* par son limbe ovale elliptique brièvement acuminé, où les nervures secondaires parallèles et convergentes sont réparties sur plus de la moitié inférieure de la principale et où l'espace qui sépare les dernières paires est beaucoup plus grand que celui qui existe entre celles situées à la base du limbe.

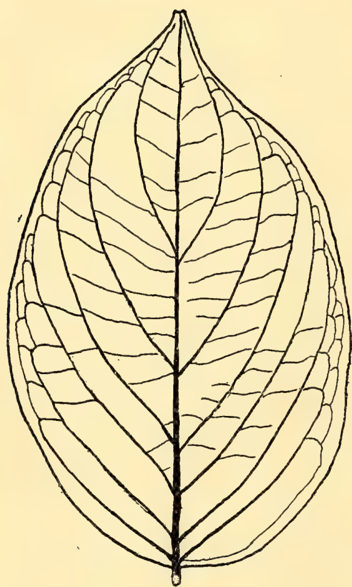


Fig. 35. — *Cornus sanguinea* L. Feuille du mont Charay.

D'autre part, dans *l'Origine paléontologique des arbres* (*2*), G. de Saporta figure, sans indication de localité, une empreinte du miopliocène de la vallée du Rhône, recueillie par Fontannes, empreinte qu'il attribue au *Cornus mas* L. et qui présente, en effet, comme dans cette espèce, un limbe où les nervures secondaires naissent de la partie inférieure de la principale, de telle sorte que la moitié supérieure en est complètement dépourvue.

Les deux *Cornus* encore indigènes dans nos régions paraissent donc représentés dans la vallée du Rhône dès la fin du miocène.

Quelques fragments mal conservés recueillis à Saint-Marcel sont jusqu'à ce jour les seuls témoins de l'existence du genre aux abords du golfe du Rhône pendant le Plaisancien. L'empreinte que nous représentons (Pl. XIV, f. 11) paraît être celle d'une feuille de *C. sanguinea*, et elle est à rapprocher des feuilles des Cinérites du Cantal (*3*). *Cornus sanguinea* s'étend actuellement de l'Europe au Japon à travers la Sibérie, l'Himalaya, l'Altaï.

Bibliographie. — *1.* Laurent 5, *Fl. Niac*, p. 58.

2. P. 246, f. 31.

3. Laurent 3, *Fl. Saint-Vincent*, p. 210, Pl. XVII, f. 7. — 5, *Niac*, Pl. IX, f. 8.

Hamamélidacées.

Genre Liquidambar.

Liquidambar europæum A. Br.
(*L. styraciflua* L.).
(Pl. XIII, f. 12-13.)

Aux empreintes de Théziers (*1*) signalées par l'abbé Boulay, s'ajoute une importante série de Saint-Marcel. La plupart de nos feuilles sont à cinq lobes, non subdivisés en lobules, à contour très finement denté, à base cordiforme. Quelques feuilles sont trilobées.

Les feuilles de la vallée du Rhône correspondent à celles du type si répandu dans le tertiaire d'Europe : *Liquidambar europæum* A. Br., qui se relie étroitement au *L. styraciflua* L., aux feuilles habituellement lobées de l'Amérique du Nord, et au *L. formosana*, aux feuilles le plus souvent trilobées de l'Extrême-Orient ; la forme européenne se place évidemment entre ces deux espèces, au total très voisines.

En plus des feuilles, nous représentons un glomérule, semblable aux glomérules du *Liquidambar styraciflua*. Quelques-unes des nombreuses capsules qui constituent ce fruit montrent nettement leur extrémité libre et insensiblement atténuée en pointe.

G. de Saporta et Marion (*2*) ont exposé les caractères et la répartition ancienne du *L. europæum* dans leur étude sur

la flore de Meximieux, et M. Laurent (*3*) vient de publier une importante monographie de ce genre. Rappelons seulement que, présente dans la flore du Groenland (île Disco) (*4*), cette espèce se rencontre dans les flores de l'Europe centrale et occidentale à partir de l'oligocène et reste commune durant le miocène et le pliocène.

En France, elle a été recueillie à Gergovie (*5*), La Bourboule (*6*), Rochessauve (*7*), Meximieux, Théziers, Saint-Marcel, et il est remarquable qu'elle soit absente du Cantal et des flores aquitaniennes du Sud-Est. Hors de France, elle existe en Suisse (*8*), en Allemagne (*9*), en Autriche (*10*), en Italie (*11*), en Espagne (*12*), dans les environs de Barcelone.

Dans tous ces gisements le *Liquidambar europæum* ne présente que des variations insuffisantes pour justifier leur séparation en espèces distinctes ; « il vient combler le vide qui sépare aujourd'hui les espèces vivantes ; c'est le type d'où sont sorties par différenciation et surtout par adaptation toutes les formes élevées au rang d'espèces » (Laurent 10, *Liquid.*, p. 26). Notre feuille de Saint-Marcel ressemble particulièrement à la feuille 8, planche III du travail de M. Laurent, feuille qui provient de *L. styraciflua* et peut être considérée comme le type normal de la forme européenne fossile.

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 33, Pl. IV, f. 4 ; *Rev. de Lille*, p. 18.

2. Sap. et Mar. 3, *Mexim.*, p. 102, Pl. XXV, f. 1-4. — Saporta 26, *Orig. arbr.*, p. 195.

3. Laurent 10, *Les Liquidambars.*

4. Heer 7, *Fl. foss. arct.*, II, *North-Greenland*, p. 468, Taf. XLI, f. 13.

5. Boulay 8, *Fl. de Gergovie*, p. 67, Pl. VIII, f. 92-93.

6. Lauby, *Rech.*, p. 192.

7. Boulay 3, *Fl. tert. des env. de Privas*, p. 20, n° 48.

8. Heer 1, *Fl. tert. helv.*, II, p. 6, Taf. LI et LII.

9. Gœppert 1, *Fl. v. Schossnitz*, p. 22, Taf. XII, f. 6-7. — Ettingsh., *Foss. fl. v. Bilin*, p. 84, Taf. XXIX, f. 1. — Krausel, *Pfl. Schles.*, p. 166, Taf. XV, 5, 10, 11.

10. Ung. 1, *Chl. protog.*, p. 120, Taf. XXXV, f. 1-5.

11. Gaudin, *1er Mém.*, p. 30, Pl. V, f. 1-3 ; *4e Mém.*, p. 19, Pl. IV, f. 5-7. — Massal., *Fl. f. de Sen.*, p. 237, Tav. XII, f. 4, et Tav. XIV, f. 6. — Ristori, *Val d'Arno supérieur*, p. 29.

12. Almera, *Fl. alred. Barcelone*, p. 324, Lam. 24, f. 2.

Platanacées.

Genre Platanus.

Platanus aceroides Gœpp.

(Pl. XIII, f. 9-11.)

Les feuilles de Platane sont très abondantes dans la vallée du Rhône. Signalé par G. de Saporta (*1*) parmi les empreintes recueillies par Fontannes à Eurre, Nyons, Bagnols, Saint-Marcel, ce genre a été rencontré par l'abbé Boulay (*2*) à Théziers, Domazan.

Nous avons beaucoup de feuilles cunéiformes à limbe prolongé au-dessous de l'insertion des deux premières nervures secondaires, à trois lobes allongés séparés par des sinus profonds ; les lobes deltoïdes ou ovales sont paucidentés et ont parfois des bords presque entiers. La feuille la plus remarquable de Saint-Marcel (Pl. XIII, f. 9) est trilobée, échancrée cordiforme à la base.

Les feuilles de Saint-Marcel sont de beaux exemples de cette forme si répandue durant la période tertiaire à laquelle les paléobotanistes ont donné et conservé le nom de *Platanus aceroides* (*3*) : type polymorphe dont les feuilles reproduisent des traits de divers Platanes actuels, particulièrement, nous semble-t-il, des variétés *cuneata* et *acerifolia* du *Platanus orientalis* (*4*).

Rappelons que *Platanus aceroides* a été rencontré en France (*5*), au Mont-Dore, à Niac, à Meximieux ; en Espagne aux environs de Barcelone (*6*) ; en Italie à Sinigaglia et au val d'Arno (*7*) ; en Suisse, à Œningen (*8*) ; en Allemagne, à Bilin, à Schossnitz (*9*) ; dans les Terres arctiques (*10*) : c'est d'ailleurs dans ces régions septentrionales que, suivant G. de Saporta, l'origine des Platanes paraît devoir être recherchée (*11*).

Bibliographie. — *1*. Fontannes 14, *Marn. à Brissopsis d'Eurre*. — Saporta 26, *Orig. arbr.*, p. 201, f. 22.

2. Boulay 4, *Fl. Théziers*, p. 34, Pl. III, f. 1-3 ; — 5, *Fl. pl. v. Rhône*, p. 17, f. 3.

3. Laurent 5, *Fl. de Niac*, p, 44, Pl. IV, f. 2-3.

4. Cf. Gadeceau, *Notes s. Platanes*. — Dode, *Not. dendrol. s. Platanes*.

5. LAURENT, *loc. cit.* — SAPORTA 3, *Meximieux*, p. 99, Pl. XXV, f. 5. — BOULAY 6, *Mont-Dore*, p. 73, Pl. VI, f. 1.

6. ALMERA, *Fl. alr. Barcelone*, p. 331, Lam. XXV, f. 5; Lam. XXVI, f. 3.

7. GAUDIN, *1er Mém.*, p. 35, Pl. V, f. 4-6 ; VI, f. 1-3 ; *2e Mém.*, p. 47, Pl. V, f. 4. — MASS. et SCAR., *Fl. Senig.*, Tav. XVII, f. 3 ; Tav. XIX, f. 3.

8. HEER 1, *Fl. tert. helv.*, II, Taf. LXXXVII, f. 1-11; Taf. LXXXVIII, f. 5-15.

9. GŒPP. 1, *Fl. v. Schossnitz*, p. 21, Taf. XII, f. 1-3. — ETTINGSHAUSEN 7, *Fl. v. Bilin*, p. 84, Taf. XXIX, f. 7. — KRAUSEL, *Pfl. Schles.*, p. 164; Taf. XV, f. 1-2 ; Taf. XVI, f. 13-14.

10. HEER 7, *Fl. foss. arct.*, I, p. 150, Taf. XXVI, f. 5. ; Id. VII, p. 28, Taf. LVII, f. 1-6 ; Taf. LVIII, LIX, LX.

11. G. DE SAPORTA 26, *Orig. arbr.*, p. 203.

Œnothéracées.

Genre TRAPA.

Trapa silesiaca Gœpp.

(Pl. XIII, f. 2-4.)

La colline de Vacquières a fourni à l'abbé Boulay une abondante série de fruits de *Trapa* (*1*). Parmi les caractères les plus saillants de ces fruits, notons la présence de deux épines, droites, insensiblement atténuées en pointe d'alène, — et les faibles dimensions du cône germinatif situé au sommet du fruit entre les deux épines.

Comparés avec les fruits du *Trapa* actuel, ceux de Vacquières diffèrent de ceux de *Trapa natans* L., même des variétés à deux cornes (Cf. fig. 36 [1-2] texte, fruits de Mandchourie et du lac Majeur). Dans le *Tr. natans*, le cône germinatif est très développé, très saillant et terminé par un disque garni de poils épineux. Les termes de comparaison les meilleurs nous ont été fournis au Muséum de Paris par des fruits de *Trapa* du Tonkin : *Trapa cochinchinensis* Roxb. des Indes Orientales (= *Tr. bicornis* L.). Les dessins que nous en donnons (fig. 36, [3-5] texte) indiquent dans la forme du fruit, dans la direction et les dimensions des épines, des variations semblables à celles que l'on observe dans les fruits de Vacquières.

Comparés avec les fruits de *Trapa* trouvés dans d'autres gisements, ceux de Vacquières s'éloignent de *Trapa borealis*

Heer de l'Alaska (*2*), *Tr. Pomelii* de Gergovie (*3*), à la forme étroite et allongée, à cône germinatif plus développé entre les deux épines. Ce dernier caractère existe aussi, quoique moins accentué, dans *Tr. borealis* de Lugarde (*4*) et *Tr. ceretana* de Cerdagne (*5*).

Comme l'a fait remarquer l'abbé Boulay, les plus grandes

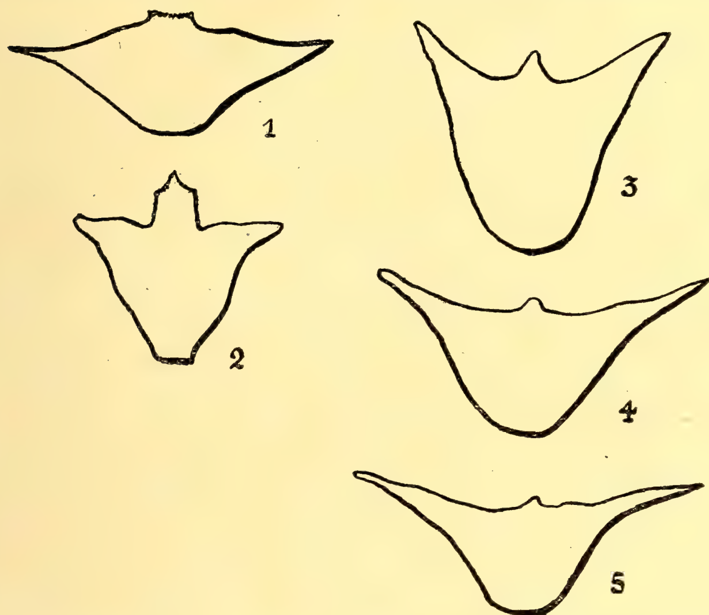


Fig. 36. — Fruits de *Trapa*. 1. *Tr. natans*, deux à épines, de Mandchourie; 2. *Tr. Virbanensis* de Not., var. de *Tr. natans* à deux épines du lac Majeur ; 3-5. *Tr. bicornis* L. du Tonkin (Herb. Muséum Paris).

affinités sont avec le *Trapa silesiaca* (*6*) Gœpp. « Les traits essentiels, la forme du fruit, des épines, la direction de celles-ci étant les mêmes, il n'y a pas lieu de créer une espèce nouvelle » (*Fl. Théz.*, p. 42). Plusieurs fruits de *Trapa* de Silésie ont été représentés par M. Krausel (*7*) dans sa revision de la flore de cette région ; quelques-uns sont comparables, semble-t-il, avec ceux de *Trapa natans* ; les autres sont (Pl. XXIII, f. 30 et 31), comme les nôtres, bien plus voisins des formes asiatiques actuelles en particulier *Trapa bicornis* L. que de notre *Trapa* indigène *Tr. natans* (*8*).

Bibliographie. — *1.* Boulay 4, *Théziers*, p. 41, Pl. VI, f. 10-11.
2. Heer 7, *Fl. f. arct.*, II, *Fl. Alask.*, p. 38, t. VIII, f. 11.

3. Boulay 8, *Gergovie,* p. 66, Pl. IX, f. 98-100.
4. Marty 12, *Lugarde,* p. 9, Pl. I, f. 8.
5. Rérolle, *Cerdagne,* p. 378, Pl. XIV, f. 11.
6. Gœppert, *Fl. v. Schossn.,* p. 38, Taf. XXV. f. 14.
7. Krausel, *Pfl. Schles.,* p. 174, Taf. XV, f. 6-7. — Nachtr., p. 384, Taf. XXIII, f. 27, 30-32.
8. Cf. Gagnepain, Œnothéracées (*Trapa bicornis* L.) (*Flore générale de l'Indo-Chine,* publ. par M. Lecomte, t. II, p. 983, f. 107[1]).

GAMOPÉTALES

Ébénacées.

Genre Diospyros.

Diospyros brachysepala Al. Br.

(Pl. XIII, f. 5-8.)

Le genre *Diospyros* est représenté dans les flores tertiaires d'Europe par des feuilles et par des pièces florales qui ont été comparées : les unes avec celles de *Diospyros Lotus* L., qui s'étend du sud-est de l'Europe jusqu'en Extrême-Orient, les autres avec celles de *Diospyros virginiana* L. des États-Unis (*1*). Ces deux espèces sont d'ailleurs très voisines l'une de l'autre, surtout par leurs feuilles (*2*) ; leurs ressemblances se comprennent parfaitement si l'on admet la conclusion par laquelle M. Marty termine son étude des *Diospyros* de Las Clausades (*3*) : « En réalité, le *Diospyros brachysepala* du tortonien d'Œningen, celui du plaisancien de Las Clausades et celui de l'astien de Meximieux appartiennent probablement à une seule et même espèce assez polymorphe et constituant la souche commune des *D. Lotus* de l'Europe et *D. virginiana* des États-Unis. »

Nos feuilles de la vallée du Rhône se placent à côté de celles de Meximieux, du Cantal, des environs de Barcelone (*4*), et, avec elles, elles représentent la suite des *Diospyros* de la mollasse miocène de Suisse (*5*), de l'aquitanien des environs de Marseille (*6*) et de Gergovie (*7*), du sannoisien de Menat (*8*) et des flores arctiques (*9*).

Nos feuilles (f. 6 et 8) sont à rapprocher de celles de Suisse

(Heer, *Fl. tert. Helv.*, Pl. CII, f. 7-8) et de Meximieux (Pl. XXX, f. 1-3). La feuille (f. 5) rappelle celles de Capels (Pl. IV, f. 2) et de Las Clausades (Pl. VI, f. 1). La feuille f. 7 est voisine de celle de Las Clausades (Pl. VI, f. 2).

Bibliographie. — *1.* Sap. et Mar. 3, *Fl. Mexim.*, p. 128, Pl. XXX, f. 1-7.

2. Hiern, *Monogr. Ebenac.* : « *Diospyros virginiana* with its varieties has a foliage exceedingly like *D. Lotus*; it differs from the latter by the male cymes and female peduncles being rather longer and by the larger flowers and fruit. Some specimens with regard to which the native country is unknown though clearly belonging to one of these species are extremely difficult to assign to either of them with certainty (p. 226) ».

3. Marty 6, *Nouv. hor. pal. Cantal*, p. 19, Pl. IV, f. 2-5. — 7, *Vég. foss. Las Clausades*, p. 17, Pl. V, f. 8 ; Pl. VI, f. 1-3.

4. Almera 4, *Fl. alr. Barcel.*, p. 335.

5. Heer, *Fl. tert. Helv.*, Taf. CII, f. 1-14.

6. Laurent 2, *Fl. Vall. Huveaune*, p. 208, Pl. II, f. 45-47.

7. Boulay 8, *Fl. Gergovie*, p. 64, Pl. VIII, f. 86-87.

8. Laurent 8, *Fl. Menat*, p. 186, f. 102.

9. Heer 7, *Fl. foss. arct.*, VI, p. 80, Taf. XVIII, f. 11 ; VII, p. 109, Taf. LXXIX, f. 1-8.

Caprifoliacées.

Genre Viburnum.

Viburnum Tinus L.

(Pl. XV, f. 16-17.)

La feuille que nous représentons (Pl. XV) possède les caractères de celles de *Viburnum Tinus* tels que les décrivent M. Laurent dans la *Flore de Niac* (*1*) et M. Marty dans la *Flore du Trieu de Leval* (*2*). Elle est comparable aussi avec les feuilles de Meximieux (*V. Pseudotinus* Sap. et Mar.) (*3*), et d'autre part avec les feuilles de *Viburnites tinifolius* Mart., qui, d'après M. Marty, serait le type ancestral paléocène du Laurier-Tin de la région méditerranéenne et de *Viburnum rugosum* des Canaries (*4*).

G. de Saporta et Marion (*5*) ont signalé à Vacquières, sous le nom de *Viburnum assimile*, une feuille considérée par eux comme voisine des *V. Tinus* et *rugosum* (fig. 39 texte). Cette détermination est mise en doute en 1890 par l'abbé Boulay (*6*), qui fait justement remarquer la grande similitude de forme

et de nervation qui existe entre cette empreinte et les feuilles d'*Alnus acutidens* N. Boul. D'après l'examen que nous avons pu en faire au Muséum, le spécimen en question doit en effet, comme les feuilles d'*Alnus acutidens*, rentrer dans la série de formes que nous avons groupées sous le nom d'*Alnus stenophylla* Sap. et Mar.

Bibliographie . — *1.* P. 63, Pl. IX, f. 2.
2. P. 46.
3. Sap. et Mar. 3, *Fl. Mexim.*, p. 131, Pl. IX, f. 8-9.
4. Marty 9, *Fl. Tr. Leval*, p. 46, fig. P[1].
5. *Fl. Vacq.*, p. 283, Pl. VIII, f. 6.
6. *Fl. Théz.*, p. 40.

Viburnum Cazioti N. Boul.

Nous représentons (fig. 37 texte) l'empreinte de Théziers décrite sous le nom de *Viburnum Cazioti* par l'abbé Boulay

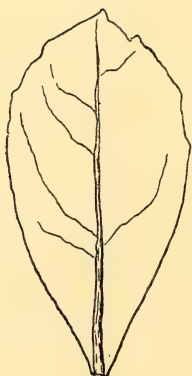


Fig. 37. — *Viburnum Cazioti* N. Boul. (Cf. *Fl. Théz.*, Pl. VI, f. 4).



Fig. 38. — *Viburnum nudum* L. (Herb. Boulay). Réd. 1/3.

(*Fl. Théz.*, p. 41, Pl. VI, f. 4) et la feuille de *V. nudum* avec laquelle il l'a comparée (fig. 38). Malgré les ressemblances de forme entre la feuille actuelle et l'empreinte fossile, nous croyons l'état de conservation de celle-ci trop défectueux pour autoriser une détermination vraisemblable.

Viburnum palæomorphum Sap. et Mar.

(Pl. XIV, f. 5 ; fig. 40 dans le texte.)

G. de Saporta et Marion considèrent *Viburnum palæomorphum* comme une des espèces caractéristiques de Vacquières (*1*). Cette forme, représentée par deux feuilles, a fait l'objet de critiques justifiées de la part de l'abbé Boulay (*2*). G. de Saporta et Marion comparent à cette forme des espèces actuelles nombreuses et dissemblables (*V. plicatum* Thunb., *V. davuricum* Pall., *V. cuspidatum* Thunb., *V. corylifolium* Hook., *V. burejæticum* Reg. et Herd., espèces chinoises ou japonaises; *V. prunifolium* L. de l'Amérique du Nord). Celle qu'ils considèrent comme la plus voisine (*V. burejæticum*) s'en écarte en réalité par la disposition nettement craspédodrome des nervures secondaires et tertiaires qui aboutissent directement aux dents obtuses de la marge.

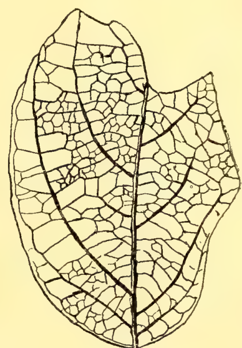


Fig. 39. — Feuille de Vacquières, nommée par Saporta et Marion *Viburnum assimile*. Cette empreinte nous paraît devoir rentrer dans la série des feuilles d'*Alnus stenophylla*.

En définitive, il nous semble que les feuilles de Vacquières ne sont pas susceptibles d'une détermination précise. Sans oser rien affirmer, l'abbé Boulay est frappé de la ressemblance de la figure 7 (Pl. VIII) de la *Flore de Vacquières* avec la figure 4 de la planche VII, dont il fait un *Fraxinus* (*Fr. Ornus*). Pour la figure 8 (Pl. VIII) de la même flore, il se demande simplement si elle est de la même espèce que la figure 7. Pour notre part, nous y verrions volontiers une feuille à rapprocher de la nombreuse série de l'*Alnus acutidens*. Malheureusement, le sommet est trop mal conservé pour que nous puissions être très affirmatif. En tout cas, il ne paraît pas évident que nous ayons ici un Viorne voisin des espèces chinoises ou américaines.



Fig. 40. — *Viburnum palæomorphum* Sap. et Mar. (Cf. *Flor. Vacq.* Pl. VIII, f. 8).

Bibliographie. — *1. Fl. Vacq.*, p. 283, Pl. VIII, f. 7-8.
2. Fl. Théz., p. 40.

Oléacées.

Genre Notelea.

Notelea excelsa Webb. et Berth.

(Pl. XIV, f. 9-10.)

Dans son article sur la flore pliocène de la vallée du Rhône (*Rev. de Lille*, p. 22), l'abbé Boulay signale la présence d'une Sapindacée « très semblable, dit-il, au *Dodonæa salicifolia* actuel ». Une analyse minutieuse des caractères de l'empreinte dont il s'agit ici ne nous permet pas de conserver cette détermination, provisoire d'ailleurs.

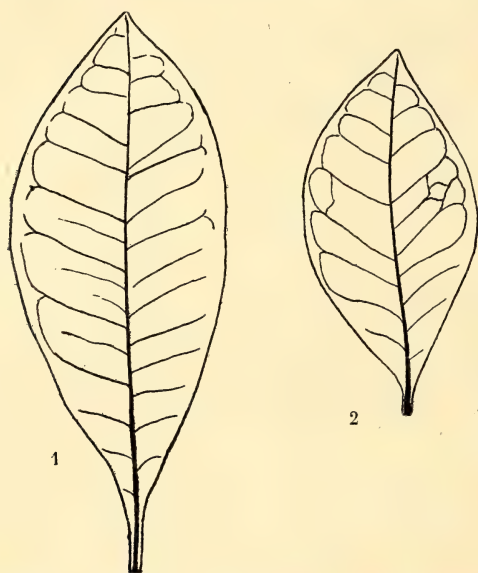


Fig. 41. — *Notelea excelsa* Webb. (Herb. Muséum Paris).

Longue de 5cm,5 sur 2 dans son plus grand diamètre atteint vers le milieu du limbe, la feuille f. 9 s'atténue insensiblement vers le sommet du limbe et vers le pétiole court et un peu ailé. Une dizaine de nervures secondaires ténues opposées ou subopposées sont émises de la médiane suivant un angle très ouvert, même dans les parties étroites du sommet et de la base ; elles s'unissent en arcs successifs près de la marge. Entre elles, quelques intercalaires se perdent dans le parenchyme, et le réseau ultime ne paraît pas sous la surface chagrinée et parsemée d'un grand nombre de petites dépressions.

Des nuances très sensibles distinguent notre empreinte des feuilles de *Dodonæa salicifolia* ; celles-ci sont plus étroites proportionnellement à leur longueur ; les nervures secondaires

naissent suivant un angle très ouvert, mais elles sont plus nombreuses (15-18), sans compter les intercalaires. Toutes ces nervures s'anastomosent à la marge en un fin réseau. Enfin le réseau ultime comprend des mailles assez larges où les dernières nervilles se terminent parfois librement. Par contre, les ressemblances sont frappantes avec les feuilles de *Notelea excelsa* des îles Madère et Canaries, en ce qui concerne la forme et la nervation ; il suffira de comparer notre empreinte avec la feuille actuelle (fig. 41[1]. texte) et aussi avec la feuille fossile de la *Flore de Niac* (Laurent, p. 61, Pl. IX, f. 3).

Une deuxième feuille, de Saint-Marcel (f. 10), recueillie en 1911, plus courte et plus large que la première, coïncide presque exactement avec une feuille de *Notelea excelsa* de l'Herbier du Muséum (fig. 41[2]. texte).

Nous n'avons point retrouvé dans les collections de l'abbé Boulay les échantillons de Bagnols qui lui avaient permis, dès 1890, de donner comme probable l'existence de *N. excelsa* dans la flore de ce gisement (*loc. cit.*, p. 20).

Genre FRAXINUS.

Fraxinus Ornus L.

(Pl XIV, f. 4-8 ; fig. 42 dans le texte.)

« A la suite de comparaisons multiples, des affinités remarquables m'ont paru exister entre la feuille dénommée par G. de Saporta et Marion *Alnus stenophylla* (*Fl. Vacq.*, Pl. VII, f. 4) et les folioles inférieures de certaines feuilles de *Fraxinus Ornus* L. Sur cet arbre, les feuilles sont susceptibles d'affecter des formes très diverses. J'ai recueilli à la colline de Vacquières d'autres folioles assez variées qui semblent s'adapter au même type. C'est ainsi que la figure 8 (Pl. V) (*Fl. Théziers*) représente une foliole malheureusement privée de son pétiolule, qui correspond bien à la feuille critique d'*Alnus stenophylla* Sap. et Mar. ; la figure 9 (même Pl. V) est celle d'une foliole asymétrique brièvement pétiolulée ou subsessile prise à un point plus avancé vers le sommet de la feuille » (Boulay, *loc. cit.*, p. 37).

Aux documents de Vacquières dont il est question dans les lignes précédentes (Cf. fig. 42 ² et ³ texte), nous ajoutons une feuille de Saint-Marcel (Pl. XIV, f. 6), longue de 8 centimètres, large de 25 millimètres, atténuée aux deux extrémités finement dentée dans sa moitié supérieure et qui ressemble beaucoup à la foliole actuelle représentée figure 42⁴ (dans le texte).



Fig. 42. — *Fraxinus Ornus* L. 1, envir. de Privas (Le Ranc); 2 et 3, Vacquières (Cf. *Fl. Théz.*, Pl. V, f. 8 et 9) ; 4, feuille actuelle (Herb. Muséum Paris ; cf. Pl. XIV, fig. 6-8).

Fraxinus Ornus existait à Rochessauve à l'époque pontienne. L'empreinte représentée figure 42¹ est celle d'une foliole de forme ovale, oblongue, subarrondie, un peu asymétrique à la base. « La similitude à l'égard de certaines folioles bien développées de *Fraxinus Ornus* est si complète qu'on ne peut guère douter de l'identité spécifique (*1*). » La même espèce, actuellement répandue dans l'Europe méridionale, en Corse, en Sicile, a été rencontrée à Joursac (*2*), dans les environs de Barcelone (*3*), en Italie au Monte-Mario (*4*) et dans les travertins de Toscane (*5*), dans les tufs quaternaires des environs de Montpellier (*6*).

Bibliographie. — *1*. Boulay, *Notes manuscrites.*
2. Marty 4, *Fl. Joursac*, p. 53, Pl. X, f. 5-7.
3. Almera 4, *Fl. Barcel.*, p. 336.
4. Bleicher et Fliche, *Fl. Monte-Mario*, p. 17.
5. Gaudin, 4ᵉ *Mém.*, p. 23, Pl. V, f. 1-5.
6. Planchon, *Tufs de Montpellier*, p. 39.

Genre PHILLYREA.

Phillyrea latifolia L.

(Pl. XIV, f. 18-19 ; fig. 43[1] texte.)

Nous reproduisons ci-contre (fig. 43[1]) la figure 1 (Pl. VI) de la *Flore de Théziers*. Elle représente une feuille rapportée par l'abbé Boulay à *Phillyrea media* L. Rappelons ici que, suivant Fliche, *Ph. media* ne doit pas être distingué de *Ph. latifolia* L. (1) (Cf. fig. 44[1] texte).

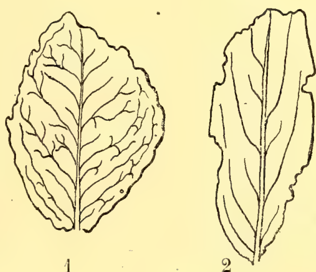


Fig. 43. — *Phillyrea* : 1, *Ph. media* L. ; 2, *Ph. lanceolata* N. Boul. (Cf. *Fl. Théz.*, Pl. VI, f. 1 et 2).

Nous représentons (Pl. XIV, f. 18 et 19) les deux empreintes qui, d'après l'abbé Boulay (2), appartiendraient à une variété de la même espèce. Le contour de ces empreintes est finement denté, comme dans cette variété *ilicifolia* ; cependant la disposition des nervures secondaires n'est pas identique. Cette différence nous amène à considérer comme douteuse la détermination proposée pour ces deux empreintes ; il ne nous a pas encore été possible d'établir pour elles d'autres relations mieux justifiées.

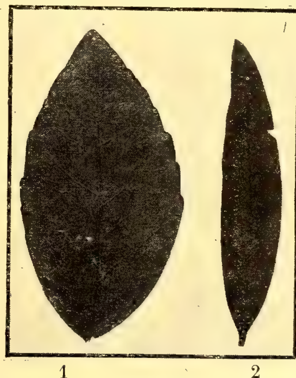


Fig. 44. — 1, *Phillyrea latifolia* L. ; 2, *Ph. angustifolia* L. (Herbier Boulay).

Phillyrea lanceolata N. Boul.

(Fig. 43[2] dans le texte ; cf. fig. 44[2].)

Foliis late lanceolatis, basi rotundis, vix angustatis, margine integris, nervis secundariis tenuibus, angulo stricto 15° orientibus, nervatione ulteriori inconspicua ; apex et petiolus desunt. L'empreinte dont l'abbé Boulay a donné la diagnose qui

(1) FLICHE 5, Note s. Phillyrea (*B. S. B. F.*, p. 348, 1908).
(2) BOULAY, *Fl. Théziers*, p. 48.

précède nous paraît très voisine des feuilles de *Phillyrea angustifolia* (Cf. *Fl. Théziers*, p. 38, Pl. VI, f. 2).

Le genre *Phillyrea*, rare dans les flores tertiaires, a été rencontré dans plusieurs gisements quaternaires de France : les deux espèces *media* et *angustifolia* dans les tufs de Montpellier (Planchon, p. 40) ; *Ph. media* a été recueilli en outre dans la vallée de la Vis (Boulay 2, p. 192) et en Provence (Cf. Fritel 5, *Bull. Muséum*, 1920, p. 685, 687). Les deux espèces sont aujourd'hui particulièrement répandues dans les régions limitrophes de la Méditerranée occidentale (France, Espagne, Algérie, Corse, Italie, Sicile).

Apocynacées.

Genre Nerium.

Nerium oleander L.

(Pl. XIV, f. 3.)

Une feuille déjà publiée par l'abbé Boulay (*1*) ne diffère pas des feuilles actuelles de Laurier-Rose. L'empreinte (face inférieure) présente les traces des cryptes stomatifères et de fines nervures secondaires.

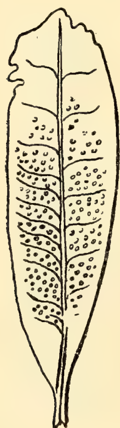


Fig. 45. — *Nerium oleander* L. Théz. (Cf. Boulay, *Fl. Théz.* Pl. V, f. 10).

Des feuilles de la même espèce, — actuellement spontanée en Corse, sur quelques points du Var, en Algérie, — ont été recueillies à Meximieux (*2*), dans les environs de Barcelone (*3*), à Kumi dans l'Eubée (*4*). Rappelons aussi que le genre était déjà représenté dans la flore d'Aix, où le *N. repertum* Sap. est la forme ancestrale présumée de *N. oleander* L. (*5*), et dans les flores éocènes du bassin de Paris (*6*).

Le type du Laurier-Rose paraît donc avoir été constitué de bonne heure. Graduellement éliminé de l'Europe centrale, il a réussi à se maintenir sur quelques points de nos côtes méditerranéennes sous un aspect fort peu éloigné de celui qu'il présentait déjà dans les flores du tertiaire inférieur (*7*).

Bibliographie. — *1. Fl. Théz.*, p. 37, Pl. V, f. 10.
2. SAP. et MAR. 3, p. 126, Pl. XXIX, f. 3-10 ; Pl. XXXVII, f. 1.
3. ALMERA 4, *Fl. Barcel.*, p. 336.
4. BRONGNIART 5, Note s. coll. f. foss. Grèce [*C. R. A. S.*, p. 1237, 1861 (*Nerium Gaudryanum* Brgt.)].
5. SAPORTA 2, Rev. Fl. Aix (*Ann. sc. n.*, s. 5, t. XVIII, p. 57, Pl. X, f. 5). — SAP. 31, *Anc. fl. prov.*, p. 4.
6. SAPORTA 26, *Orig. arbr.*, p. 236 (*N. sarthacense* Sap.).
7. SAPORTA 18, *Monde des plantes*, p. 390, f. 118.

Plantæ incertæ sedis.

Fruit d'*Asclépiadée?*

(Pl. XIV, f. 20.)

Capsule longue de $3^{cm},5$, large à la base de 15 millimètres ; sommet atténué en une longue pointe large de 3 millimètres ; la surface ne présente pas de ligne de déhiscence. Pédoncule long de 15 millimètres sur 2 de largeur. Le pédoncule et la paroi sont parcourus par de nombreuses fibres longitudinales.

Les follicules allongés, à base élargie de certains *Asclepias* sont jusqu'ici les seuls fruits qui nous aient paru présenter quelque ressemblance avec notre énigmatique empreinte de Théziers. En aucun nous n'avons remarqué la troncature et l'espèce d'ombilic que présente la base de notre fossile. Nous n'avons, dans les diverses flores fossiles, remarqué aucun terme comparable.

Myrsinacées.

Genre ÆGICERAS?

La feuille de Théziers signalée par l'abbé Boulay (*Rev. de Lille*, p. 21) comme reproduisant le type foliaire des *Ægi ceras* ne nous paraît pas suffisante pour affirmer la présence dans la vallée du Rhône de ce type à affinités tropicales.

Coriariacées.

Genre Coriaria ?

Coriaria lanceolata Sap. et Mar.?

Nous ne possédons aucun document nouveau concernant cette forme déjà considérée comme douteuse par G. de Saporta et Marion (1) et par l'abbé Boulay (2). Les empreintes que nous avons pu examiner au Muséum nous paraissent plutôt voisines des feuilles de *Phillyrea* (*Ph. angustifolia*), mais cependant insuffisantes pour trancher la question.

(1) *Fl. Vacq.*, p. 284.
(2) *Fl. Théz.*, p. 43.

CHAPITRE III

REMARQUES GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

I. — LISTE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES ET RÉPARTITION PAR GISEMENTS.

Tandis que de Saporta et Marion, en 1873, ne décrivent que 12 formes recueillies à Vacquières, avec les études de l'abbé Boulay sur les environs de Théziers, le nombre des espèces pliocènes analysées s'élève à 45 ; à ce chiffre, il faut ajouter le *Sabal* de Bagnols et une vingtaine d'espèces simplement indiquées, — parfois avec doute, — dans les deux listes sommaires publiées, la première en appendice dans la *Flore du Mont-Dore*, la deuxième dans la *Revue de Lille*.

Bien que nous n'ayons pas conservé toutes les déterminations proposées par nos prédécesseurs, dans le présent travail nous arrivons encore à un total de plus de 70 espèces. Toutes, il est vrai, ne sont point basées sur des données absolument indiscutables, mais une cinquantaine au moins nous paraissent pouvoir être considérées comme « bonnes espèces (1) ».

Le tableau ci-contre indique la répartition des espèces entre les divers gisements de la vallée du Rhône.

(1) Cf. Laurent 3, *Fl. Cinérites Saint-Vincent*, p. 261. Nous avons marqué d'un astérisque dans le tableau ci-contre les espèces appuyées par les documents les plus nombreux ou le mieux caractérisés.

	SAINT-MARCEL.	THÉZIERS.	BAGNOLS.	EURRE.	VACQUIÈRES.	DOMAZAN.
1. *Woodwardia radicans* Cav.*	X	.	.	.	.	.
2. *Osmunda bilinica* Sap. et Mar.*	.	.	.	.	X	.
3. *Torreya nucifera* Sieb. et Zuc.*	X	.	.	.	.	.
4. *Glyptostrobus europæus* (Brgnt) Heer.*	X	X	.	X	X	.
5. *Sequoia Langsdorfii* (Brgnt) Heer*	X	X	.	X	.	.
6. *Cupressus* sp. aff. *sempervirens* L.	.	.	.	X	.	.
7. *Pinus* sp. sect. *tæda.**	X	.	.	.	.	.
8. *Ginkgo adiantoides* (Ung.) Heer*	X	.	.	.	.	.
9. *Phragmites œningensis* Al. Br.*	X	.	.	.	X	.
10. *Sabal hæringiana* Sch., *pliocenica* N. Boul.*	.	.	X	.	.	.
11. *Smilax mauritanica* Desf.*	X	.	.	.	X	.
12. — *Targionii* Gaud	.	X	.	.	.	.
13. *Polygonatum pliocenicum* sp. n.	X	.	.	.	.	.
14. *Salix* aff. *S. alba* L.	X	X	.	.	.	.
15. *Populus Tremula* L.*	X	.	.	.	.	.
16. — *alba* L.*	X	X	.	.	.	.
17. — *nigra* L.*	X	.	.	.	.	.
18. — *flaccida* N. Boul	.	X	.	.	.	.
19. *Alnus insignis* N. Boul	.	X	.	.	.	.
20. — *stenophylla* Sap. et Mar.*	X	X	.	X	X	.
21. *Carpinus* aff. *C. Betulus et* C. aff. *orientalis* L.	X	X	.	.	.	.
22. *Fagus pliocenica* Sap.*	X	.	.	.	X	.
23. *Quercus drymeia* Ung.*	X	X	.	.	.	.
24. — *Suber* L., *pliocenica* N. Boul.*	X	.	.	.	.	.
25. — *Pseudosuber* Santi	.	X	.	.	.	.
26. — *hispanica* Rér., *sessiliflora* Sm.*	X	.	.	.	.	.
27. — *Mirbeckii* Dur.*	X	.	.	.	.	.
28. — *lusitanica* Lam.*	X	.	.	.	.	.
29. — *coccifera* L.*	X	X	.	.	.	.
30. — *Ilex* L.*	X	X	.	X	.	.
31. *Castanea atavia* Ung.*	X	.	.	.	.	X
32. *Juglans cinerea* L.*	X	.	.	.	.	.
33. — *regia* L.*	X	X	.	.	X	.
34. *Pterocarya caucasica* C. A. Mey.*	X	X	.	.	.	.
35. *Carya minor* Sap. et Mar.*	X	.	.	.	.	.
36. *Myrica* aff. *M. cerifera* L.	X	.	.	.	.	.
37. *Zelkova crenata* Sp.*	X	X	.	.	.	.
38. *Ulmus Braunii* Heer.*	X	.	.	.	.	.
39. *Laurus canariensis* Webb. *pliocenica* Sap. et Mar.*	X	X	.	.	.	X
40. *Persea indica* Spreng. *pliocenica* Laur.*	X	X	.	.	.	.
41. *Oreodaphne Heeri* Gaud.*	X	X	.	.	.	.
42. *Sassafras Ferrettianum* Mass.*	X	X	.	.	X	X
43. *Cinnamomum polymorphum* Heer.*	X	.	.	.	.	.
44. *Buxus sempervirens* L.*	X	.	.	.	.	.
45. *Liriodendron Procaccinii* Ung.*	X	X	.	.	.	.
46. *Buettneria tiliæfolia* (Al. Br.) Dep.*	X	X	.	.	.	.
47. *Zanthoxylum juglandinum* Heer	X	.	.	.	.	.
48. *Pirus canescens* Sp	.	X	.	.	.	.
49. *Robinia arvernensis* Laur*	X	.	.	.	.	.

	SAINT-MARCEL.	THÉZIERS.	BAGNOLS.	EURRE.	VACQUIÈRES.	DOMAZAN.
50. *Acer decipiens* Heer*................	X	X	.	.	.	.
51. — *integrilobum* O. Webb.*........	X	.	.	.	.	.
52. — *opulifolium* Vill.*..............	.	X	.	.	.	.
53. — *lætum* C. A. Mey.*............	.	X	.	.	.	.
54. — *pyrenaicum* Rér.*.............	.	X	.	.	X	.
55. — *Nicolai* N. Boul................	.	X	.	.	.	.
56. *Sapindus bilinicus* Ett.*.............	.	X	.	.	.	.
57. *Celastrus gardonensis* Sap. et Mar.*..	X	X	.	.	X	.
58. *Ilex canariensis* Webb. et Berth.*....	X	X	.	.	.	.
59. — *balearica* Desf..................	.	X	.	.	.	.
60. *Berchemia multinervis* Heer*.........	X	.	.	X	.	.
61. *Cornus* aff. *C. sanguinea* L.	X	.	.	.	.	.
62. *Liquidambar europæum* Al. Br.*......	X	X	.	.	.	.
63. *Platanus aceroides* Ung.*............	X	X	X	X	X	X
64. *Trapa silesiaca* Gœpp.*.............	.	.	.	.	X	.
65. *Diospyros brachysepala* Al. Br.*......	X	X	.	.	.	.
66. *Viburnum Tinus* L.	X	.	.	.	.	.
67. *Notelea excelsa* Webb.*.............	X	.	.	.	.	.
68. *Fraxinus Ornus* L.	X	.	.	.	X	.
69. *Phillyrea lanceolata* N. Boul..........	.	X	.	.	.	.
70. — *latifolia* L..................	.	X	.	.	.	.
71. *Nerium oleander* L.*................	.	X	.	.	.	.
72. *Fructus Asclepiadiceæ*...............	.	X	.	.	.	.

Quelques remarques s'imposent, si nous comparons la liste qui précède aux listes données par de Saporta et l'abbé Boulay :

1° Les espèces suivantes n'ont pas été signalées par eux :

Torreya nucifera.
Cupressus sp. aff. *sempervirens.*
Pinus sp. sect. *tæda.*
Ginkgo adiantoides.
Polygonatum pliocenicum.
Populus Tremula.
— *nigra.*
Alnus insignis.
Quercus suber.
— *Mirbeckii.*
Juglans cinerea.
Juglans regia.
Carya minor.
Myrica sp. aff. *cerifera.*
Ulmus Braunii.
Buxus sempervirens.
Robinia arvernensis.
Acer decipiens.
— *integrilobum.*
— *lætum.*
Notelea excelsa.

2° Certaines espèces douteuses ou représentées par des fragments très incomplets sont appuyées maintenant par des empreintes nombreuses ou très bien caractérisées :

Glyptostrobus europæus.
Sequoia Langsdorfii.
Smilax mauritanica.
Alnus stenophylla.
Fagus pliocenica.
Quercus Ilex.
— *coccifera.*
Pterocarya caucasica.
Zelkova crenata.
Sassafras Ferrettianum.
Persea indica.
Laurus canariensis.
Oreodaphne Heeri.
Cinnamomum polymorphum.
Liriodendron Procaccinii.
Liquidambar europæum.
Ilex canariensis.
Sapindus bilinicus.
Diospyros brachysepala.

3° Nous avons cru pouvoir modifier quelques déterminations de nos prédécesseurs. Après examen des documents sur lesquels ils s'étaient appuyés, nous avons ramené le *Smilax grandifolia* Ung. de Vacquières au *Sm. mauritanica* Desf.; *Arundo ægyptia antiqua* Sap. et Mar. à *Phragmites œningensis* Al. Br. ; *Alnus acutidens* N. Boul. à *Alnus stenophylla* Sap. et Mar.; *Ficus tiliæfolia* (Al. Br.) Heer, rapproché par Saporta et l'abbé Boulay du genre *Pterospermum*, paraît en définitive très voisin de *Buettneria aspera*; *Salix denticulata* Heer est un Saule du groupe *S. alba*; *Carpinus Betulus* et *C. orientalis* paraissent représentés tous deux dans la vallée du Rhône et peut-être aussi le genre *Ostrya*; nous ne distinguons qu'une forme de Laurier plus voisine de *Laurus canariensis* que de *L. nobilis*; *Acer creticum* rentre dans la série très large de *Acer decipiens* Heer, et *Tilia crenata* N. Boul. nous paraît être un *Acer* du groupe *pyrenaicum*; dans ce même groupe *pyrenaicum* se place *Acer triangulilobum* indiqué par G. de Saporta à Vacquières. De même, la liste de plantes que l'abbé Boulay avait donnée pour Saint-Marcel doit être modifiée : *Populus leucophylla* est en réalité une petite feuille de *P. nigra; Quercus Capellinii* Gaud. et *Q. Gmelini* Gaud. sont des feuilles de *Q. Suber*; *Q. Scillana* Gaud. et *Q. montebambolina* Gaud. rentrent dans la série de *Q. hispanica* Rér.; *Laurus lalages* Ung. et *Persea Braunii* Heer sont des feuilles de *Persea indica* Spreng. ; *Diospyros protolotus* Sap. et Mar. et *D. anceps* Heer sont ramenés à *D. brachysepala* Al. Br. ; *Dodonaea* sp. est une feuille de *Notelea excelsa* Webb.

4° Nous n'avons point conservé un certain nombre de

formes signalées dans diverses listes, formes qui nous ont paru fondées sur des documents trop incertains :

Typha latissima Brgt.	*Cocculus latifolius* Sap. et Mar.
Bambusa sp.	*Cassia lignitum* Ung.
Quercus neriifolia Heer.	*Coriaria lanceolata* Sap. et Mar.
Alnus occidentalis Rér.	*Magnolia fraterna* Sap et Mar.
— *cordifolia* Tén.	*Zanthoxylum serratum* Heer.
Myrica Parlatorii Mass.	*Ficus?*
Ægiceras sp.	*Punica Granatum* L.
Viburnum palæomorphum Sap. et Mar.	*Apollonias canariensis* Nees.
— *Cazioti* N. Boul.	*Vaccinium* sp.

5° Le gisement le plus riche est celui de Saint-Marcel. Le tableau suivant indique le total des espèces recueillies dans les diverses localités et le nombre des espèces particulières à chacune d'elles :

Saint-Marcel	55 et 23	Domazan	4 et 0
Théziers	39 et 13	Eurre	7 et 1
Vacquières	13 et 2	Bagnols	2 et 1

Pour apprécier l'importance relative de ces chiffres, il convient de les rapprocher de quelques données numériques tirées d'autres gisements bien connus :

Meximieux : nombre d'espèces décrites :	32	(dont	25	bonnes	espèces).
Cinérites du Cantal, Saint-Vincent et la Mougudo —	57	—	41	—	—
Niac —	57	—	42	—	—
Pont-de-Gail —	37	—	17	—	—
Mont-Dore —	47	—	38	—	—

Avec ses 55 espèces, dont la plupart sont bien caractérisées, le gisement plaisancien de Saint-Marcel se place parmi les plus riches gisements pliocènes de la France. 15 espèces sont particulières aux autres gisements plaisanciens (Théziers : 13 sur 39; Eurre : 1 sur 7; Bagnols : 1). L'ensemble de la flore plaisancienne du Rhône renferme un total de 70 espèces. Deux formes (sur 13) sont particulières à Vacquières. La flore du pliocène moyen (plaisancien supérieur et astien inférieur) compte donc 72 espèces.

II. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA VÉGÉTATION DE LA VALLÉE DU RHONE A L'ÉPOQUE PLAISANCIENNE.

A. — Affinités des espèces fossiles avec les espèces actuelles.

Un grand nombre d'espèces de la vallée du Rhône paraissent tout à fait identiques à des espèces de l'époque actuelle. Trouvées aussi en d'autres gisements tertiaires, la plupart ont été depuis longtemps désignées sous le nom des formes actuelles par G. de Saporta, Boulay, Laurent, etc...

Woodwardia radicans.
Torreya nucifera.
Smilax mauritanica.
Populus Tremula.
— *nigra.*
— *alba.*
Quercus Suber.
— *Pseudosuber.*
— *Ilex.*
— *coccifera.*
— *sessiliflora.*
— *lusitanica.*
— *Mirbeckii.*
Juglans cinerea.
— *regia.*
Castanea vesca.
Pterocarya caucasica.
Zelkova crenata.
Laurus canariensis.
Persea indica.
Buxus sempervirens.
Pirus canescens.
Acer opulifolium.
— *lætum.*
Ilex canariensis.
— *balearica.*
Notelea excelsa.
Fraxinus Ornus.
Nerium Oleander.
Phillyrea latifolia.
Viburnum Tinus.

Soit 31 espèces sur 70, ou 44 p. 100. En réalité, les affinités de la flore plaisancienne du Rhône avec la flore actuelle sont bien plus étroites que ne le laisserait croire ce pourcentage. Il est bien difficile de délimiter ce premier groupe d'un deuxième, dans lequel les formes paléontologiques ont été distinguées par des noms particuliers, mais il faut reconnaître qu'il n'est pas facile de séparer celles-ci des espèces actuelles avec lesquelles on les a comparées :

Espèces paléontologiques.	Espèces actuelles.
Glyptostrobus europæus.	*Gl. heterophyllus.*
Ginkgo adiantoides.	*G. biloba.*
Sequoia Langsdorfii.	*S. sempervirens.*
Phragmites œningensis.	*Phr. communis.*
Sabal hæringiana	*S. Adansoni.*

Populus flaccida.	*P. euphratica.*
Fagus pliocenica.	*F. silvatica.*
Oreodaphne Heeri.	*O. fœtens.*
Sassafras Ferrettianum.	*S. officinale.*
Liriodendron Procaccinii.	*L. tulipifera.*
Robinia arvernensis.	*R. Pseudoacacia.*
Diospyros brachysepala.	*D. Lotus* et *D. virginiana.*
Berchemia multinervis.	*B. volubilis.*
Liquidambar europæum.	*L. styraciflua.*
Platanus aceroides.	*Pl. acerifolia.*
Phillyrea lanceolata.	*Ph. angustifolia.*

Si nous ajoutons ces 16 formes aux 31 de la série précédente, nous obtenons un chiffre de 47, soit 67 p. 100, dont les relations sont des plus étroites avec les espèces actuelles.

Pour une autre série de formes, les affinités spécifiques sont moins évidentes ; les déterminations génériques du moins paraissent sérieusement fondées :

Cupressus sp.	Cf. *C. sempervirens.*
Pinus sp.	— sect. *tæda.*
Polygonatum pliocenicum.	— *P. vulgare.*
Smilax Targionii.	— *Sm. canariensis.*
Salix sp.	— *S. alba.*
Alnus insignis.	— *Aln. viridis.*
— *stenophylla.*	— — *glutinosa.*
Quercus drymeia.	— *Q. serrata.*
Carya minor.	— *C. porcina* et *C. tomentosa.*
Ulmus Braunii.	— *Ulm. campestris.*
Cinnamomum polymorphum.	— *C. pedunculatum, C. Camphora.*
Buettneria tiliæfolia.	— *B. aspera.*
Acer decipiens.	— *Acer creticum.*
— *integrilobum*	— — *lætum, A. Paxii.*
— *pyrenaicum.*	— — *Pseudoplatanus* et *A. opulifolium.*
— *Nicolai.*	— — *Pseudoplatanus* et *A. opulifolium.*
Sapindus bilinicus.	— *S. Mukurossi.*
Cornus sp.	— *C. sanguinea.*
Celastrus gardonensis.	— *C. cassinoides.*

B. — Répartition actuelle des plantes représentées dans la flore plaisancienne du Rhône : habitat, associations.

Les espèces identiques ou comparables avec celles qui vi-

vaient autrefois dans la vallée du Rhône sont actuellement réparties entre les contrées les plus diverses (1) :

1. Amérique du Nord.
2. Extrême-Orient (Chine, Japon).
3. Iles Canaries.
4. Région méditerranéenne.
5. Europe occidentale.

1° *Groupe de l'Amérique du Nord.*

Onze espèces de l'Amérique du Nord ont pu être comparées avec des éléments de notre flore plaisancienne :

		Lat. N. (2).
Sequoia sempervirens ...	Montagnes Californie, 1 500-2 200 m.......	50-35°
Sabal Adansoni........	Floride, Caroline, Mississipi ; régions basses marécag., côtes	35-25°
Myrica cerifera........	Louisiane ; stations basses et marécageuses..	35-30°
Liquidambar styraciflua.	États-Unis (Est, Centre et Sud), Mexique ; vallées, plaines humides	44-25°
Sassafras officinale.....	Boston au Mississipi, Océan au Missouri ; coteaux humides......................	45-30°
Liriodendron tulipifera..	Géorgie, Caroline, Kentucky, Tennessee ; vallées fraîches, pentes des Alleghanys.	45-30°
Berchemia volubilis.....	Caroline, Floride ; marécages.............	35-30°
Robinia Pseudoacacia..	Virginie, Alleghanys ; vallons montagneux.	43-35°
Diospyros virginiana...	Virginie, Pensylvanie, Maryland, Louisiane.................................	43-30°
Juglans cinerea	Est Canada et États-Unis ; bords des rivières.................................	45-30°
Carya porcina ou *tomentosa*	États-Unis (Est) ; bords marais rivières.	45-35°

Tandis que le *Sequoia* est particulièrement développé sur les pentes humides de la Sierra Nevada entre 1 500 et 2 200 mètres d'altitude, le *Sabal* habite les côtes basses et marécageuses de l'Atlantique. Les stations préférées des autres espèces sont les vallées fraîches et humides, le voisinage des cours d'eau et des marais, les coteaux à pentes douces et bien arrosées. Dans ces régions où l'hiver est doux, l'été chaud, les pluies abondantes, *Juglans cinerea*, *Carya*, *Liqui-*

(1) Cf. De Candolle, *Géogr. bot.* ; Grisebach, *Végét. du globe* ; Drude, *Geogr. botan.*, et *Atlas Pflanz. Verbr.* ; de Martonne, *Géogr. physiq.*, Duhamel, *Tr. arbr. et arb.* ; Mouillefert, *Tr. arbres et arbriss.* ; Hann, *Atl. de Météorol.*

(2) Par les chiffres donnés ici, nous avons voulu indiquer la zone où chaque espèce atteint son plus grand développement, sans prétendre fixer d'une manière rigoureuse ses limites extrêmes.

dambar, *Sassafras*, *Liriodendron* s'associent souvent pour former des forêts étendues et peuplées d'arbres de grandes dimensions (1).

Quelques données climatériques sont intéressantes à noter (2) :

	Lat. N.	Isoth. ann.	Janv.	Juill.
États-Unis Est, New-York	41°	10°	— 1°	+21°
— Memphis	35°	16°	+ 5°	+27°
— Nouvelle-Orléans	30°	21°	+12°	+27°
Californie, Visalia	36°	18°	+ 9°	+32°

2° *Groupe d'Extrême-Orient.*

		Lat. N.
Torreya nucifera	Japon, 160-1 200 mètres	40-30°
Glyptostrobus heterophyllus.	Chine tropicale ; côtes basses, fonds marécageux	36-24°
Ginkgo biloba	Chine, Japon	40-30°
Quercus serrata	Japon ; sables argileux du littoral	40-30°
Cinnamomum Camphora	Japon, Chine, Formose	40-22°
— *pedunculatum*	Japon	40-30°
— *albiflorum*	Tonkin	23-20°
Buettneria aspera	Chine, Indo-Chine, Indes anglaises, forêts tropicales	25-15°
Acer Paxii	Chine (Yun-nan), Japon ; forêts montagneuses	40-25°
Liquidambar formosana	Formose	23°
Sapindus Mukurossi	Japon	40-30°

La plupart des espèces d'Extrême-Orient vivent entre le 23° et le 40° de latitude nord. Notons quelques moyennes thermiques :

	Lat.	Isoth. ann.	Janv.	Juill.
Tokio	36°	+15°	+ 4°	+24°
Changhai	31°	+16°	+ 4°	+28°
Canton	23°	+22°	+12°	+28°

Parmi ces plantes, *Buettneria aspera* est une espèce nettement tropicale. *Glyptostrobus*, *Liquidambar*, *Cinnamomum* sont un peu moins exigeants. *Glyptostrobus* et *Quercus serrata* occupent les côtes basses, les fonds marécageux ; *Cinnamomum Camphora* se rencontre en des stations plus élevées,

(1) Cf. MICHAUX, *Arbr. for. Amér. sept.* ; DUHAMEL, *Tr. arbr. et arb.* ; SARGENT, *Silv. N. Amer.* ; CHAPMAN, *Fl. S. U. St.* ; JEPSON, *Trees Californ.* ; MARTIUS, *Hist. nat. Palmarum.*

(2) Cf. HANN, *Atlas météorol.*

comme à Formose, où il constitue d'épaisses forêts entre 600 et 800 mètres. *Ginkgo biloba* est peut-être encore spontané en certaines stations forestières, le long des vallées humides. *Torreya nucifera* s'élève à de grandes altitudes dans les montagnes couvertes de Conifères, tandis que *Buettneria aspera* est une plante grimpante qui atteint parfois le sommet des plus grands arbres dans les forêts tropicales (1).

3° *Groupe des îles Canaries* (2).

Lat. N.: 29-27° ; Isoth. ann. +20°.
— janv. +18°.
— juill. +24°.

Laurus canariensis.
Persea indica.
Oreodaphne fœtens.
Ilex canariensis.
Notelea excelsa.
Celastrus cassinoides.

Rappelons aussi la présence aux îles Canaries de *Woodwardia radicans* et de *Smilax mauritanica,* et notons que le Pin de Saint-Marcel est peut-être à rapprocher de *Pinus canariensis*, de même que *Smilax Targionii* de *Sm. canariensis.*

Les Lauracées avec *Ilex*, *Celastrus*, *Notelea*, sont des éléments caractéristiques de la zone silvestre des Canaries. Les forêts de Lauracées s'étendent sur les côtes, depuis le bord de la mer parfois quand la culture n'est venue rien changer, et sur le flanc des montagnes jusqu'à une altitude de 1 200 mètres. Le plus grand développement est réalisé vers 600-800 mètres, et particulièrement sur les versants du nord et de l'est couverts de nébulosités permanentes. Ces nébulosités, amenées par les alizés du nord-est, constituent des rideaux de nuages impénétrables et protègent contre les ardeurs du soleil pendant les heures les plus chaudes de la journée toute la flore hygrophile des forêts de Lauracées. Ces forêts sont très denses; le sol est recouvert d'une quantité énorme de débris végétaux

(1) Cf. Lecomte, *Lauracées de Chine et d'Indo-Chine* ; *Flor. génér. Indo-Chine* ; Franchet et Savatier, *Enumer. plant. in Japania sponte crescentium,* 1875 ; Gray, *New. spec. of Phanerog. Plants coll. in Japan* ; Wilson, *A natur. in West. China*; Hochreutener, *Plant. bog.*

(2) Cf. Webb et Berthelot, *Hist. nat. Iles Canaries* ; Pitard et Proust *les Iles Canaries.*

formant une couche d'humus épaisse souvent baignée par l'eau de sources nombreuses. Dans ces stations et au bord des cascades, les Fougères atteignent des dimensions considérables. En général, l'abondance des Fougères et des arbrisseaux sous le couvert des hautes Lauracées rend ces forêts absolument impénétrables. Aux forêts de Lauracées font suite à partir de 800-1300 mètres des Conifères, parmi lesquelles le *Pinus canariensis* constitue des forêts plus ou moins denses jusque vers 1 800 mètres.

4° *Groupe méditerranéen* (1).

		Lat. N.
Woodwardia radicans	Europe mérid., Amériq. centr., Canar., Indes, Java ; forêts ombragées humides.	40°-0°
Cupressus sempervirens	Europe mérid., Asie mineure ; plaines, coteaux, mont. infér. jusq. 1 000 m...	43-35°
Smilax mauritanica	Rég. médit., Canar. ; rochers, ravins, lisières des bois de Pin d'Alep et de Chênes verts, forêts de Lauracées	46-27°
Populus euphratica	Afr. sept., Asie min., Mésopotamie, Perse, Himalaya ; bord des eaux	35-30°
Carpinus orientalis	Europe mérid., Asie min., Caucase ; bois et taillis, plaines et faibles hauteurs ...	43-35°
Quercus Suber	Europe mérid., Afr. sept. ; forêts, stations littor. et mont., Algérie jusq. 1 300 m...	44-35°
— *Pseudosuber*	France : littoral du Var ; Italie moy. et mérid. ; bois et coteaux secs	43-38°
— *lusitanica*	Pénins. ibér., Afr. sept., Asie min	44-35°
— *Mirbeckii*	Algérie, Tunisie ; forêts litt. et montagn. jusq. 1 400 mètres	36°
— *Ilex*	Europe mérid., Afr. sept. ; forêts mélangées ou massifs purs ; Alpes de Provence 700 m., Pyrén. 1 000 m., Etna 1 300 m., Algérie 1 600 m	48-35°
— *coccifera*	Europe mérid., Afr. sept., Syrie ; broussailles en terrains arides et secs, garrigues.	44-35°
Castanea vesca	Europe mérid., Afr. sept., Caucase	50-35°
Juglans regia	Europe orient. (Grèce?), Asie min., Caucase, Perse, Inde sept. ; vers. montagn.	45-40°
Pterocarya caucasica	Caucase ; forêts hum. montagn	45-40°
Zelkova crenata	Caucase ; forêts montagn. et vallées	45-40°
Buxus sempervirens	Europe tempérée ; Afr., sept., Caucase, Perse ; terrains secs et arides	50-35°
Acer lætum	Asie min. au Japon, Caucase, Himalaya, région de l'Amour	40°

(1) Flahault, *Introd. Flore de France*, par Coste ; Martins, *Orig. paléont, arbr. du Midi* ; Chevalier, *Observ. sur la flore des Alpes-Maritimes* ; Mathieu. *Flore forest. Algérie* ; Battandier et Trabut, *Flore de l'Algérie* ; Boissier, *Flor. orientalis*.

		Lat. N.
Acer orientale	Crête, îles de l'Archipel grec, Chypre (1 000-1 700 m.); sols arides..........	35°
— *monspessulanum*. ..	Europe mérid., Afr. sept., Asie occid., terr. secs et arides........................	47-35°
— *opulifolium*	Eur. mérid., Algérie, Tauride, Caucase..	45-35°
Ilex balearica...........	Baléares.	40°
Platanus orientalis.......	Sud-est Europe (Grèce?), Chypre, Asie min., Caucase mérid., Himalaya; bords des rivières...........................	40-35°
Diospyros Lotus.........	Sud-est Europe, Asie min., Perse, Chine, Japon	42-35°
Fraxinus Ornus.........	Europe mérid.; Espagne, Grèce, Corse, Asie min.; terrains secs...............	40°
Phillyrea angustifolia....	Europe mérid., Afr. sept., France : zone de l'olivier, collines, sols rocailleux....	45-35°
— *latifolia*......	Europe mérid., Afr. sept	45-35°
Nerium Oleander.......	Littoral méditerranéen................	42-35°
Viburnum Tinus.......	Europe mérid., Asie min., Afr. sept. ; zone de l'olivier, garrigues................	44-35°

Les espèces rassemblées dans le tableau précédent se rencontrent principalement entre le 45e et 35e degré de latitude, depuis la Méditerranée occidentale jusqu'à la mer Caspienne, dans des régions où les hivers sont peu rigoureux et les étés chauds, où l'année est divisée en deux saisons, l'une sèche, l'autre pluvieuse.

Le tableau suivant indique quelques moyennes thermiques de cette zone :

	Lat. N.	Isoth. ann.	Janv.	Juill.
Avignon	44°	+14°	+ 4°	+23°
Marseille	43°	+16°	+ 6°	+24°
Alger	37°	+18°	+10°	+28°
Constantinople	41°	+14°	+ 6°	+24°
Athènes	38°	+18°	+ 9°	+26°
Chypre	35°	+19°	+11°	+26°
Tiflis............................	42°	+14°	+ 2°	+26°
Sud Caspienne	36°	+18°	+ 6°	+28°

Au sein de cette aire très vaste, les espèces occupent les stations les plus variées ; signalons parmi les plus intéressantes les forêts constituées en Algérie par *Quercus Mirbeckii* associé principalement à *Quercus Ilex* et *Q. Suber*; ces Chênes atteignent de belles dimensions dans les forêts qui s'étagent depuis le littoral jusque 1 000-1 400 mètres d'altitude.

Dans la région du Caucase se rencontrent des forêts peuplées de Juglandées : *Juglans regia*, *Pterocarya caucasica*

accompagnées de *Zelkova*, *Castanea*, *Acer*, tandis que le Platane prospère le long des cours d'eau.

Woodwardia radicans est une plante des stations ombragées et humides ; les *Smilax* recherchent les ravins secs et les rochers à la lisière des bois de Pin et de Chênes verts.

Cupressus sempervirens, *Carpinus orientalis*, *Fraxinus Ornus* habitent les plaines, les coteaux, les montagnes inférieures, les terrains relativement secs, tandis que *Populus euphratica* et *Nerium Oleander* bordent les rivières.

Enfin certaines stations rocheuses, sèches et arides, sont couvertes de fourrés épais où *Quercus coccifera* voisine avec *Phillyrea*, *Viburnum Tinus*, *Buxus sempervirens*.

5° *Groupe de l'Europe tempérée froide* (1).

		Lat. N.
Phragmites communis.	Europe, Algérie, Sibérie; stations marécageuses, bord des cours d'eau	70-35°
Polygonatum vulgare .	Europe, Asie occid. et boréale, Japon	55-40°
Salix alba	Europe, Afr. sept. ; bord des eaux	60-35°
Populus Tremula	Eurasie, Afr. sept. ; forêts humides et bord des eaux	71-35°
— *nigra*	Europe, Afr. sept., Asie; vallées, montagnes humides	60-35°
— *alba*	Europe, Afr. sept., Oural sibér. ; plaines et vallées inférieures, bord des eaux	60-35°
Alnus viridis	Eurasie, espèce alpine	71-45°
— *glutinosa*	Eurasie, Afr. sept., forêts humides, voisinage des rivières	65-35°
Carpinus Betulus	Europe occid. et mérid. ; bois, taillis humides, faibles altitudes	65-35°
Fagus silvatica	Eurasie, forêts massives de plus en plus élevées vers le sud	60-38°
Quercus sessiliflora	Europe, partic. Europe centr. ; collines, plateaux, contreforts des montagnes	58-44°
Ulmus campestris	Eurasie, Afr. sept., plaines et vallées, isolé ou en bosquets	65-35°
— *effusa*	Europe, Caucase, ordinair. mélangé à *Ulmus campestris*	55-40°
Pirus communis	Europe, Asie occidentale	60-35°
Acer Pseudoplatanus	Europe, Caucase, souvent mélangé avec le Hêtre, comme lui vers le sud se cantonne de plus en plus haut dans les montagnes	60-35°
Cornus sanguinea	Europe, Sibérie, Altaï, Himalaya, Japon ; bois, clairières, couvert des forêts	55-40°

Les espèces de ce groupe ont en général une extension con-

(1) Cf. COSTE, *Flore de France*; SAINT-LAGER, *Plant. vascul. Vallée du Rhône*; CHRIST, *Flore de Suisse et ses origines*.

sidérable en latitude ; la plupart s'étendent entre le 65° et le 35°; quelques-unes s'élèvent jusqu'au 71°. Plantes de plaines dans les régions septentrionales, à mesure qu'elles progressent vers le sud, elles s'élèvent sur les versants des montagnes, tels le Hêtre, *Acer Pseudoplatanus*, *Alnus viridis*. Peupliers, Saules vivent le long des cours d'eau dans les vallées et les plaines, associés à des Ormes, Aulnes, Charmes, tandis que *Quercus sessiliflora* aime les plateaux et les contreforts des montagnes moyennes.

Entre les diverses stations de cette zone, il existe des écarts de température assez considérables :

	Lat. N.	Isoth. ann.	Janv.	Juill.
Alger	37°	+18°	+10°	+28°
Avignon	44°	+14°	+ 4°	+23°
Lyon	46°	+12°	+ 3°	+22°
Paris	49°	+11°	+ 3°	+19°
Danemark	55°	+ 8°	— 2°	+17°
Christiania	60°	+ 6°	— 5°	+16°
Cap Nord	71°	+ 1°	— 6°	+ 9°

Toutes ces plantes forment encore le fonds principal de la bande forestière qui s'étend depuis le sud de l'Europe jusqu'au nord de l'Angleterre et de la Scandinavie. Elles se rencontrent dans les vallées du Rhône et de ses affluents et sur les versants des montagnes voisines. Avec une dizaine de formes du groupe méditerranéen :

Cupressus.
Smilax mauritanica.
Quercus Suber.
— *Ilex.*
— *coccifera.*
Buxus sempervirens.
Acer opulifolium.
Phillyrea angustifolia.
— *latifolia.*
Viburnum Tinus.

Elles représentent l'élément demeuré indigène, soit 26 espèces sur 70, ou 37 p. 100. —63 p. 100 de nos formes pliocènes ont donc disparu de la région où elles ont été recueillies à l'état fossile; parmi elles, une vingtaine, soit environ 30 p. 100 du chiffre total, se retrouvent dans l'Amérique du Nord ou en Extrême-Orient. Ces chiffres sont intéressants à rapprocher de ceux qui ont été réunis par Mrs. E. M. Reid (1) dans un

(1) Reid (E.-M.), *Comparat. rev. of plioc. floras*, p. 150, fig. 1.

graphique basé sur le pourcentage de l'ensemble des espèces disparues et le pourcentage des espèces sino-américaines, graphique établi pour les flores pliocènes de Hollande et celle de Pont-de-Gail. Sur ce graphique, notre flore avec 63 p. 100 d'espèces disparues et 30 p. 100 d'espèces sino-américaines vient se placer près de celle de Castle-Eden dans le pliocène moyen.

C. — Reconstitution de la végétation plaisancienne du Rhône.

L'étude des conditions dans lesquelles vivent actuellement les plantes dont les ancêtres étaient représentés dans la vallée du Rhône permet de se faire une idée de l'ensemble de la végétation forestière, des conditions thermiques et hygrométriques de l'époque plaisancienne.

1° Zones de végétation. — Les stations les plus diverses s'échelonnent depuis le rivage jusqu'aux sommets qui s'élèvent à l'est et à l'ouest à des hauteurs plus importantes que de nos jours. Les vallées creusées déjà à la fin de l'époque miocène sont couvertes par les eaux marines dans leur partie inférieure, tandis que plus haut elles continuent de recueillir les eaux qui se condensent abondamment sur les montagnes. Le long des versants de ces cours d'eau, de nombreuses espèces trouvent des conditions favorables à leur développement.

Parties basses du littoral. — Une première zone de végétation est constituée par les Sabals au tronc court, aux grandes feuilles en éventail, associés en groupes comme *S. Adansoni* sur les côtes basses et sableuses des États-Unis ; comme autrefois sur les côtes méridionales de France et d'Italie, le *Quercus Ilex* descend peut-être jusqu'aux abords des plages, autour des anses et des criques, et il y voisine avec *Quercus drymeia*. *Glyptostrobus europæus*, *Myrica* cf. *M. cerifera* occupent les plaines basses et marécageuses.

Vallées fluviales. — Une riche végétation borde les rivières et les étangs à quelque distance du rivage : au-dessus des *Phragmites*, des Aulnes, des Lauriers-Roses, s'élèvent les Saules, les Peupliers blanc et noir, le Peuplier de l'Euphrate,

le Tremble, le Platane ; sur les pentes voisines, les *Ginkgo*, *Liquidambar*, *Liriodendron*, *Sassafras*, *Carya*, *Juglans cinerea*, enlacés par les tiges grimpantes des *Buettneria* et des *Smilax*, forment des forêts majestueuses.

Versants montagneux inférieurs et moyens. — Plusieurs stations d'allure bien différente ont dû exister sur le flanc des montagnes : l'une caractérisée par une grande humidité, l'autre sèche et aride. Les îles Canaries présentent de nos jours des exemples frappants de ces contrastes.

Sur les versants humides, peut-être depuis le rivage, croissent des forêts de Lauracées à feuilles persistantes : *Laurus canariensis*, *Cinnamomum polymorphum*, *Persea indica*, *Oreodaphne fœtens*, auxquels se mêlent *Notelea excelsa*, *Ilex canariensis*, *Celastrus gardonensis* ; sous le couvert de ces bois, s'abritent des Fougères, *Woodwardia* et sans doute des Osmondes.

En d'autres points où les condensations atmosphériques sont moins importantes, les forêts sont peuplées de Chênes : *Quercus lusitanica*, *Q. Mirbeckii*, *Q. sessiliflora*, *Q. Ilex*, *Q. Suber*, auxquels sont associés *Castanea*, *Carpinus*, *Acer opulifolium*, *Ulmus Braunii*, *Cornus sanguinea*.

Certaines stations, rochers calcaires sans doute, secs et arides, sont couverts de broussailles, comme en certains points de la Provence ; les buissons de *Quercus coccifera* sont parsemés de quelques bosquets de *Q. Ilex* et de *Q. sessiliflora* ; en ces stations poussent encore des Érables comme *Acer decipiens* (Cf. *A. creticum*), *Buxus sempervirens*, *Fraxinus Ornus*, *Viburnum Tinus* ; les *Phillyrea* sont aussi des plantes de ces régions peu fertiles.

Zone forestière supérieure. — Vers 1 000 mètres, aux forêts de Lauracées et de Quercinées se mêlent d'abord, succèdent ensuite, des Juglandées, *Juglans regia*, *Pterocarya*, accompagnées de *Zelkova crenata* ; puis apparaît le Hêtre, l'un des éléments les plus importants de la flore pliocène : il est tantôt associé avec les espèces précédentes et d'autres encore comme *Acer Pseudoplatanus* ; tantôt il forme seul des massifs denses et étendus.

Des forêts de Conifères garnissent les régions les plus élevées

entre 1 200 et 1 800 mètres, forêts où se rencontrent le *Torreya* du Japon, le *Sequoia* de Californie et peut-être aussi le Pin de Ténériffe.

2° Conditions hygrométriques. — Si nous jetons un coup d'œil sur une carte du monde indiquant la valeur des précipitations atmosphériques, alors que la plaine d'Avignon reçoit à peine 600 millimètres d'eau, les régions où se retrouvent actuellement un grand nombre des végétaux disparus de la vallée du Rhône sont de celles qui reçoivent maintenant la plus grande épaisseur d'eau : la basse vallée du Mississipi, le Caucase, les environs de Canton, de Tokio ; en ces pays, l'épaisseur d'eau tombée dépasse 1300 millimètres, en certains points (Canton) elle dépasse même 2000 millimètres (1).

Il semble bien que la vallée du Rhône, au plaisancien, a été soumise à un régime identique. A part quelques plantes de stations arides, de rochers calcaires peu capables de retenir les eaux, l'ensemble de la végétation indique une très grande humidité ; elle présente un caractère évident de puissance et de fraîcheur ; elle a dû se déployer en forêts profondes exubérantes, semblables à celles de la Caroline, de la Géorgie, des Canaries, du Caucase.

3° Conditions thermiques. — Si l'on considère les conditions thermiques des régions où vivent les plus exigeantes des plantes semblables à nos espèces pliocènes : *Buettneria aspera*, *Cinnamomum*, *Sabal*, *Glyptostrobus*, *Liquidambar*, les espèces canariennes, nous pouvons admettre comme moyenne thermique annuelle au niveau de la mer pliocène environ 20°. L'isotherme annuel 20° passe actuellement par la basse vallée du Mississipi, la Floride, les Canaries, l'Algérie, la Chine méridionale. Ces résultats concordent avec les conclusions auxquelles sont arrivés MM. Laurent et Marty pour les flores plaisanciennes du Cantal ; Saint-Vincent (altit. 925 mètres), la Mougudo (alt. 980 mètres). Ils admettent pour elles une moyenne annuelle de 14°-16°. La mer atteignant à peu près la cote 200, la différence de niveau entre la station de Saint-Marcel et les gisements du Cantal était d'environ

(1) Cf. Hann, *Atlas météorol.*

700 mètres. Si l'on admet que la température s'abaisse de 1° par 150 mètres, l'écart des deux moyennes s'explique par la différence d'altitude à laquelle, d'ailleurs, il convient d'ajouter les différences d'exposition et de latitude.

Entre les deux niveaux, sur les versants montagneux du golfe et des vallées latérales, la température devait graduellement s'abaisser : les plantes se sont étagées suivant leurs diverses exigences et ont produit les associations multiples qui ont été décrites et qui contrastent singulièrement avec la végétation forestière actuelle des mêmes régions (1).

III. — COMPARAISON DE LA FLORE PLAISANCIENNE DU RHONE AVEC LES FLORES FOSSILES.

A. — Comparaison avec les flores pliocènes.

Trouvée entre les gisements du Massif Central, de Meximieux, d'Italie et d'Espagne, la flore du Rhône présente avec celle des localités environnantes de nombreux points de contact que le tableau suivant (p. 232-233) fera ressortir (2).

1° La flore de *Varennes*, miopliocène suivant MM. de la Vaulx et Marty, sur 47 espèces en contient 19 semblables à des formes du Rhône. Nous pouvons noter l'absence des éléments canariens et chauds. Les Chênes du groupe *hispanica* sont particulièrement abondants. Parmi les autres espèces com-

(1) Cf. Martins, *Ess. sur la topogr. botan. du Mont-Ventoux.* — Scipion Gras, *Descript. géol. du départem. de Vaucluse.* — A. Falsan, *Alpes françaises, Végétation*, par le Dr Magnin. — Girault-Soulavie, *Hist. natur. de la France méridionale.* — Loret et Barrandon, *Flore de Montpellier.* — Lamotte (M.), *Prodrom. flor. Plateau Central.* — Saint-Lager, *Plant. vascul. vallée du Rhône.*

(2) Cf. Boulay 6, *Fl. Mont-Dore.* — R. de la Vaulx et Marty, *Rech. sur la flore de Varennes.* — Laurent 3 et 5, *Flores Saint-Vincent et Niac.* — Marty 6 et 7, *Flores Capels et Las Clausades* ; Id. 11, *Trois espèces nouvelles.* — Lauby, *Rech. paléoph.* — Saporta et Marion 3, *Flore Meximieux.* — Almera 4, *Fl. alr. Barcelon.* — Reid (Cl. et E.-M.) 2, *Plioc. flor. Prussbord.* — Reid (E.-M.) 1, *Two pregl. flor., Comp. rev. of plioc. flor.* — Gaudin et Strozzi, *Contr. flor. foss. Ital.* — Bleicher et Fliche 1, *Fl. Monte-Mario.* — Ristori, *Flor. foss. Val d'Arno.* — Sordelli, *Veg. arg. plioc. Lombard.* — Sismonda, *Matér. paléontol. terr. tert. Piémont.* — Meschinelli et Squinabol, *Flor. tert. Ital.* — Engelhardt et Kinkelin, *Flor. plioc. Francfort.* — Saporta 9, *Caract. propr. Végétat. plioc.*

munes, il convient de signaler *Ginkgo biloba*, *Torreya nucifera*, *Zelkova crenata*, *Ulmus Braunii*, *Juglans regia*, *Carya minor*, *Sassafras Ferrettianum*, *Acer lætum*, toutes plantes, — comme l'ensemble de la flore du Mont-Dore d'ailleurs, — à affinités froides et dont les représentants actuels habitent en général « une zone plus ou moins montagneuse comprenant l'Europe méridionale, l'Asie Mineure, le Japon et le centre des États-Unis. Cette zone suit à peu près le 40° de latitude nord et dénote une température annuelle d'environ 12° à 14° C. ».

2° La flore du *Cantal*, recueillie dans les gisements plaisanciens de Niac, Saint-Vincent, la Mougudo, Las Clausades, Capels, si on la considère dans son ensemble, contient une trentaine d'espèces trouvées aussi dans la vallée du Rhône. La proportion d'espèces communes est surtout importante à Capels, où, sur 10 formes, 7 sont identiques aux nôtres. Au Cantal, les types canariens existent mais subordonnés aux éléments des grandes forêts du Caucase (*Pterocarya*, *Juglans*, *Zelkova*, *Acer*), d'Amérique (*Carya*, *Sassafras*, *Robinia*), sans oublier les éléments indigènes (*Fagus*, *Cornus*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Ilex*), ni les Conifères (*Abies*, *Pinus*), qui paraissent avoir présenté un grand développement sur les hauts sommets. Notons l'absence de plusieurs types fréquents sur les bords du Rhône : *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Liquidambar*, *Liriodendron*, *Buettneria*. La végétation du Cantal, remarquable par l'ampleur de son feuillage, par la diversité des espèces et le mélange des formes, indique une atmosphère humide et tiède épanouie sous une moyenne annuelle d'environ 14-16° *en tenant compte de l'altitude*. Elle correspond particulièrement à la végétation qui se développait sur les versants du Rhône vers 900-1 000 mètres d'altitude.

3° Avec la flore de *Meximieux*, plus récente que celle de Saint-Marcel, contemporaine de celle de Vacquières (astien), nous rencontrons une station de moindre altitude et plus chaude que celles du Massif Central. Les éléments canariens dominent : *Laurus*, *Persea*, *Apollonias*, *Viburnum*, *Oreodaphne*, *Ilex* ; suivant G. de Saporta, c'est la flore d'une cascade à l'entrée d'une forêt de Lauracées semblable aux forêts des Canaries. Notons que plus de la moitié des espèces de

ESPÈCES DE LA VALLÉE DU RHÔNE (1).	Bilin.	Silésie.	Suisse.	Privas.	Joursac, Lugarde.	Sinigaglia.	Cerdagne.	Varennes.	Niac.	Saint-Vincent, la Mongudo.	Les Clausades.	Capels.	Italie. Val d'Arno.	Meximieux.	Barcelone.	Hollande.	Francfort-s/Mein.	Ceyssac.	Quat. Italie.	« France.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Woodwardia radicans	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	X	.
Osmunda bilinica	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Torreya nucifera	X	.	.	.	.	X	.	X	.	.	.	.	.	X	.	.	X	.	.	.
Glyptostrobus europæus	X	X	X	.	X	X	.	.	.	.	.	.	X	X	.	X	.	.	.	.
Sequoia Langsdorfii	X	X	X	X	.	X	.	.	.	.	.	.	X	.	.	r	X	.	.	.
Cupressus sp.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ginkgo biloba	.	.	.	.	.	X	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.
Pinus sect. *tæda*	X	X	X	.	.	X	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Phragmites œningensis	X	.	X	X	X	X	.	.	.	.	.	.	X	.	X	X	.	.	.	X
Sabal hæringiana	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Smilax mauritanica	X	.	X	.	.	X	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	r
— *Targionii*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	X	.
Polygonatum pliocenicum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Salix aff. *S. alba*	.	.	X	.	X	.	.	.	X	.	.	.	X	.	X	.	.	X	.	?
Populus Tremula	X	r	X	X	X	?	X	X	.	X	.	.	.	.	X	.	X	X	X	X
— *alba*	r	.	X	.	r	.	X	.	.	.	.	.	X	X	X	.	.	.	X	X
— *nigra*	.	.	X	.	.	?	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	X
— *flaccida*	r	.	r	.	r	r	.	.	.	.	.	.	r	.	X	.	.	.	.	.
Alnus insignis	.	.	.	.	X	.	.	X	.	.	.	.	X	.	.	r	.	.	.	.
— *stenophylla*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	X	.	.	X	.	.
Carpinus aff. *C. Betulus*	X	X	r	X	X	X	X	X	X	.	.	.	.	.	.	X	X	.	X	X
— aff. *C. orientalis*	.	X	r	X	X	X	.	X	?	X	.	X	X	.	X	.	.	X	X	X
Fagus pliocenica	X	X	.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	.	X	r	X	.	X	X
Quercus drymeia	X	.	X	X	X	X	.	.	.	.	.	.	X	.	X	.	.	.	.	.
— *Suber*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
— *Pseudosuber*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
— *hispanica*	.	X	.	.	X	X	X	X	.	X	.	.	X	.	X	.	.	.	X	X
— *Mirbeckii*	.	.	.	X	.	X	.	X	.	?	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
— *sessiliflora*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	?	.	.	.	.	.	r	X	.	X	X
— *Ilex*	.	.	r	X	X	r	X	.	.	.	.	.	X	X	X	.	.	.	X	X
— *coccifera*	.	.	r	X	X	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Castanea atavia	.	X	.	X	.	X	X	.	.	.	X	X	X	.	.	X	.	.	.	.
Juglans cinerea	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	X	.	.	.
— *regia*	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	.	.	X	.	X	.	.	.	X	X

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Pterocarya caucasica	X	X	X	X	X	.	X	.	X	X	.	.	X	.	.	*r*	X	.	.	.
Carya minor	X	*r*	*r*	X	X	?	X	X	X	X	X	X	X	X	.	*r*	X	.	.	.
Myrica aff. *cerifera*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Zelkova crenata	X	X	X	X	*r*	X	X	X	X	X	X	.	X	.	X	*r*	X	.	X	X
Ulmus Braunii	X	X	X	X	.	X	.	X	X	X	X	.	X	.	X	*r*	X	.	X	X
Laurus canariensis	X	.	*r*	X	*r*	X	.	X	X	X	X	.	X	X	X	.	.	.	X	X
Persea indica	.	X	X	.	.	X	.	.	X	X	.	.	X	X	X	.	.	.	X	.
Sassafras Ferrettianum	.	.	.	.	*r*	X	.	X	X	X	X	.	X	.	X	.	.	.	.	.
Oreodaphne Heeri	.	.	.	.	.	X	.	.	.	X	.	.	X	X	X	.	.	.	X	.
Cinnamomum polymorphum	X	X	X	X	X	X	X	.	X	.	.	.	X	.	X	*r*	.	.	.	.
Buxus sempervirens	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	X	X	.	X	.	X	X
Liriodendron Procaccinii	.	.	X	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	X	.	X	.	.	.	.
Buettneria tiliæfolia	.	X	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.
Zanthoxylon juglandinum	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pirus canescens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	?
Robinia pseudoacacia	.	.	X	.	X	.	.	.	X	X	X	.	.	.	X	.	.	.	.	.
Acer decipiens	.	*r*	X	X	X	X	X	X	.	X	.	.	X	.	X	.	.	X	.	.
— *integrilobum*	X	X	X	.	.	X	.	.	.	X	.	.	X	.	.	.	.	.	X	.
— *opulifolium*	.	.	.	.	.	?	X	.	.	X	.	.	.	X	X	X	.	.	.	X
— *lætum*	.	X	.	.	X	.	X	X	X	X	.	X	.	X	.	.	.	X	.	X
— *pyrenaicum*	.	*r*	.	.	.	?	X	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	X	*r*
— *Nicolai*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.
Sapindus bilinicus	X	.	*r*	*r*	.	*r*	.	.	.	.	.	.	.	.	*r*	.	.	.	.	.
Celastrus gardonensis	.	.	.	.	.	?	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.
Ilex canariensis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	X	.	.	.	.	.
— *balearica*	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Berchemia multinervis	X	.	X	X	.	.	.	.	.	X	.	.	X	.	.	*r*	.	.	.	.
Cornus sanguinea	.	.	*r*	X	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	*r*	.	.	X	X
Liquidambar europæum	X	X	X	X	.	X	.	.	.	.	.	.	X	X	X	*r*	.	.	X	.
Platanus aceroides	X	X	X	.	.	X	X	X	X	.	.	.	X	X	X	.	.	.	X	.
Trapa silesiaca	.	X	.	.	*r*	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Diospyros brachysepala	X	.	X	.	.	X	.	.	.	.	X	X	X	X	X	X	.	.	.	.
Viburnum Tinus	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	X	.	X	.	.	.	.	X	X
Fraxinus Ornus	.	.	.	X	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	X	X
Notelea excelsa	.	.	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Phillyrea angustifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
— *latifolia*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X
Nerium oleander	X	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	X	X	.	.	.	.	.

(1) X indique les formes identiques aux nôtres; *r*, les formes différant des nôtres par de légères nuances, formes dont les relations avec les nôtres restent douteuses

Meximieux se retrouvent à Saint-Marcel et à Théziers, 19 sur 32 ; remarquons la présence de *Glyptostrobus*, *Liquidambar*, *Liriodendron*, l'absence de *Sabal*, *Cinnamomum*, *Alnus*, *Fagus*, *Zelkova*, *Juglans*, *Carpinus* et, d'une façon générale, la rareté des éléments prédominants dans la zone forestière du Cantal.

Rappelons encore que de Saporta admettait pour Meximieux une moyenne thermique annuelle de 17°-18°.

4° Dans les flores pliocènes d'*Italie :* Lombardie (plaisancien), Toscane : Val d'Arno (plaisancien), Rome : Monte-Mario (astien inférieur), nous relevons plus de 30 espèces identiques aux nôtres et parmi elles tout d'abord les formes à affinités chaudes : *Buettneria*, *Cinnamomum*, *Glyptostrobus*, *Liquidambar ;* les types canariens : *Laurus*, *Persea*, *Oreodaphne ;* notons encore *Quercus drymeia*, *Q. Ilex*, *Sequoia Langsdorfii*, *Juglans cinerea*, *Platanus aceroides*, *Diospyros.* Les espèces communes aux gisements de l'Italie et du Rhône sont surtout celles des zones littorales et forestières inférieures. Comme à Saint-Marcel se rencontrent en outre des espèces des forêts supérieures qui revêtaient les pentes des montagnes : en particulier *Fagus*, de nombreux Chênes du groupe *hispanica*, *Ulmus*, *Pterocarya*, *Zelkova*, *Juglans regia.* Les flores pliocènes d'Italie paraissent s'être développées dans des conditions de climat et d'altitude identiques à celles qui étaient réalisées dans le sud-est de la France.

5° Nous retrouvons les mêmes caractères dans la flore astienne des environs de Barcelone, qui, sur une centaine d'espèces, en contient plus de 30 de la vallée du Rhône. Les affinités se montrent surtout par la présence des types canariens (*Laurus*, *Persea*, *Oreodaphne*, *Ilex*, *Celastrus*), méditerranéens (*Nerium oleander*, *Fraxinus Ornus*, *Populus euphratica*, *Quercus Ilex*). Notons encore *Quercus drymeia*, *Liquidambar*, *Cinnamomum.* Signalons enfin qu'ici aussi des associations de plus en plus froides devaient s'étager autour de Barcelone avec des Saules, des Peupliers, des Chênes, le Hêtre, le Noyer, l'Orme, des Érables. La moyenne annuelle de la région de Barcelone paraît avoir été environ 21°.

6° Les flores du Limbourg hollandais s'échelonnent aux divers niveaux du pliocène :

Cromer.............	Pliocène supérieur.
Tegelen.............	— moyen.
Castle Eden.........	— —
Reuver.............	— inférieur.

Suivant les travaux de Cl. et E.-M. Reid, basés sur l'étude des graines, ces flores montrent une diminution rapide des types exotiques. Parmi les formes de Reuver, comparables avec les nôtres, notons *Cinnamomum*, *Liquidambar*, *Liriodendron*, *Berchemia*, *Diospyros*, *Zelkova*, *Pterocarya*. La flore de Reuver dénote l'existence au plaisancien inférieur jusqu'à une latitude élevée (51°) d'un climat humide et chaud. *Liquidambar* et *Pterocarya* y persistent jusqu'au pliocène moyen. La flore de Cromer ne présente plus en commun avec la nôtre que des espèces de l'Europe occidentale tempérée demeurées indigènes.

7° La flore de Ceyssac (astien supérieur) offre avec les autres flores pliocènes un contraste frappant. Elle n'a en commun avec la flore du Rhône qu'un petit nombre d'espèces : *Populus Tremula* (*P. canescens* Sm. *pliocenica* Sap.), *Alnus glutinosa* var. *Aymardi* Sap. (Cf. *Aln. stenophylla*), *Carpinus suborientalis* Sap., *Acer creticum* (Cf. *A. decipiens*), *A. subpictum* (Cf. *A. lætum*), *Salix alba*. De cette flore de Ceyssac sont absentes les espèces exotiques encore si nombreuses dans les gisements un peu plus anciens du Massif Central. Elle révèle des conditions climatériques déjà très différentes et notamment un abaissement considérable de la température, dont la moyenne annuelle ne paraît pas avoir été supérieure à 10°.

8° Le même contraste s'observe au sujet de la flore de Francfort-sur-le-Mein, placée d'ailleurs par un certain nombre de géologues dans le quaternaire inférieur. Les Conifères l'emportent sur tous les autres éléments : *Pinus*, *Larix*, *Abies*, *Picea*, *Sequoia*, auxquels il faut ajouter *Ginkgo*, *Torreya*. Signalons encore *Juglans cinerea*, *Carya*, *Zelkova*, *Ulmus*, *Quercus Robur*, *Acer opulifolium*, *A. Pseudoplatanus*. Les éléments communs avec notre flore du Rhône sont ceux de la zone forestière la plus élevée.

En définitive, cette revue des diverses flores pliocènes met en évidence les faits suivants :

Grâce à la variété des stations biologiques étagées autour du golfe du Rhône, on y trouve groupés sur un espace restreint un grand nombre des éléments caractéristiques des autres gisements contemporains.

Durant le plaisancien et l'astien inférieur, la proportion des éléments exotiques reste considérable, et un bon nombre sont largement répandus sur l'Europe occidentale.

Dès l'astien supérieur, la flore s'appauvrit rapidement en France, en Hollande, en Allemagne.

Les principales données thermiques adoptées pour les diverses flores sont intéressantes à rapprocher les unes des autres :

	Moy. ann.			
	Plioc.	Act.	Alt.	Lat. N.
Ceyssac (astien supérieur)	10°	12°	700 m.	45°
Barcelone (astien inférieur)	21°	16°	niv. mer.	41°
Meximieux (astien inférieur)	17-18°	12°	200 m.	46°
Saint-Marcel (plaisancien)	20°	14°	96 —	44°
Saint-Vincent (plaisancien)	14-16°	12°	925 —	45°
Varennes (miopliocène)	12-14°	12°	900 —	45°

Le relèvement thermique du plaisancien, sur le Massif Central, coïncide avec le retour de la mer dans la vallée du Rhône. L'abaissement de la fin du pliocène est en relation avec le retrait de la mer et l'extension des phénomènes glaciaires.

B. — Comparaison de la flore pliocène du Rhône avec les flores plus anciennes.

La végétation du *Sud-Est de la France* durant la première partie du tertiaire moyen est bien connue grâce aux patientes recherches de G. de Saporta. S'appuyant sur les travaux de ce maître de la paléontologie végétale et sur ses propres études au sujet de la flore de Célas, M. Laurent a retracé en quelques pages le fonds de la végétation des périodes éocène et oligocène (Célas, p. 50). Rappelons-en les traits principaux :

Fougères : *Lygodium*, *Lastraea*, *Chrysodium*.
Conifères : *Callitris*, *Widdringtonia*.
Myricées : *Myrica*.
Éricacées : *Andromeda*.
Simarubées : *Ailantus*.
Zizyphus, *Heterocalyx*, *Sapindus*, *Rhus*, nombreuses *Celastrinées*, nombreuses Légumineuses (Acaciées, Mimosées).

C'est une végétation où dominent les formes sèches et coriaces, développée sous l'influence d'un climat chaud, avec des alternatives très prononcées de saisons sèches et brûlantes et de saisons pluvieuses et tempérées, ressemblant au total à celle de l'Afrique intérieure avec des traits empruntés à l'Asie méridionale et à la Chine (1).

Le tableau suivant fait ressortir les relations de notre flore

ESPÈCES PLIOCÈNES DU RHÔNE.	Aix.	Saint-Zacharie.	Célas.	St-Jean de Garguier.	Bonnieux.	Manosque.	Armissan.	Argiles de Marseille.
Glyptostrobus europæus	.	.	.	.	.	X	.	.
Sequoia Langsdorfii	.	.	.	.	.	X	X	X
Pinus sect. *tæda*	X	.	.	.	.	.	X	.
Smilax mauritanica	X	.	.	X	.	.	.	.
Salix alba	.	.	.	.	?	.	.	X
Populus nigra	.	.	.	.	.	X	.	X
— *Tremula*	.	.	.	.	.	.	.	X
— *flaccida*	?	.	?	.	.	X	X	X
— *alba*	.	.	.	.	.	X	.	.
Carpinus orientalis	.	X	.	.	.	X	.	.
Quercus Ilex	?	.	.	.	.	.	.	.
— *coccifera*	?	.	.	.	?	.	.	.
Castanea atavia	.	.	.	.	.	.	X	.
Zelkova crenata	.	X	.	.	X	X	.	.
Ulmus Braunii	.	.	.	.	.	.	X	.
Laurus canariensis	.	X	.	X	.	X	X	X
Persea indica	.	.	.	.	.	X	X	.
Oreodaphne fœtens	X	?	.	.	.	X	.	.
Cinnamomum polymorphum	X	.	?	.	X	X	X	X
Acer opulifolium	.	.	.	.	.	X	.	.
— *lætum*	.	.	.	.	.	.	X	.
Sapindus bilinicus	.	.	?	.	.	.	.	.
Berchemia multinervis	.	.	.	.	.	X	X	X
Diospyros brachysepala	?	.	.	.	.	.	.	X
Nerium oleander	X	.	.	.	.	.	.	.

(1) Cf. G. DE SAPORTA 2, *Études sur les flores du Sud-Est.* — ID., 24, *Horizon réel de la flore d'Aix.* — ID., 27, *Dern. adjonct. flore d'Aix.* — ID., 29, *Rech. sur la végétat. de Manosque.* — ID., 31, *Rapports de l'ancienne flore avec la flore actuelle.* — ID., 18, *Monde des plantes.* — ID., 14, *Les périodes végét. de l'époque tertiaire.* — LAURENT 1, *Flore de Célas.* — ID., 2, *Flore basse vallée de l'Hurveaune* (*Argil.*

pliocène avec les flores anciennes du Sud-Est : Aix (éocène supérieur?), Saint-Zacharie, Célas, Saint-Jean-de-Garguier, Bonnieux (oligocène inférieur) ; Manosque, Armissan, Argiles de Marseille (aquitanien). Les points de contact sont peu nombreux et incertains avec les flores d'Aix, Saint-Zacharie..., tandis qu'ils se multiplient avec les flores aquitaniennes.

Il y a dans le Sud-Est un fonds de végétation qui depuis la première partie des temps tertiaires n'a pas beaucoup varié et se montre au pliocène sensiblement pareil à ce qu'il était vers la fin de l'éocène, et « il ne s'agit pas ici d'un simple rapprochement morphologique plus ou moins étroit, mais d'une ressemblance assez intime pour devenir l'indice d'une filiation véritable, les formes vivantes étant présumées descendre directement de celles dont on trouve les restes à l'état fossile (1) ».

Ces formes où nous retrouvons presque le tiers de notre flore pliocène restent subordonnées au milieu des riches flores aquitaniennes ; elles vont prendre plus d'extension dans la suite, en même temps que les formes tropicales seront remplacées par des plantes épanouies précédemment sous des latitudes plus septentrionales.

Parmi les espèces progressivement émigrées vers le Sud, il convient de signaler ici celles qui ont été recueillies dans les flores anciennes des Terres Arctiques (2) ; les gisements crétacés du Groenland (Atane, Patoot) contiennent des formes comparables à un certain nombre de nos espèces ; citons particulièrement parmi celles-ci :

Ginkgo adiantoides
Sequoia Langsdorfii.
Glyptostrobus europæus.
Platanus aceroides.
Liriodendron Procaccinii.
Sassafras Ferrettianum.
Diospyros brachysepala.

Rappelons aussi la présence dans la flore éocène d'Angle-

de Marseille). — Marty 4, *Flore de Joursac.* — Id., 10, 12, *Flore de Lugarde.* — Lauby, *Recherch. paléoph.* — Heer 1, *Flor. tert. Helv.* — Massalongo et Scarabelli, *Flor. Senig.* — Principi, *Contr. Flor. Senig.* — Rérolle, *Flor. Cerdagne.*

(1) Cf. G. de Saporta 31, *Anc. flor. provenç.*, p. 2.

(2) Cf. Heer 7, *Flor. foss. arct.* — Nathorst 3, *Val. clim. flor. foss. rég. arct.* — Id., 5, *Ginkgo adiantoides im Tert. Spitzberg.*

terre (1) de *Ginkgo adiantoides*, *Sequoia Langsdorfii*, *Glyptostrobus europæus* ; dans l'éocène de Sézanne (2) se rencontrent plusieurs Érables comparables aux nôtres : *Acer lætum*, *A. pyrenaicum*, *A. opulifolium.*

La *flore miocène de la Suisse* est particulièrement remarquable par le mélange d'espèces tropicales encore persistantes, d'espèces autochtones en voie de développement et enfin d'espèces venues du Nord. Grâce à l'humidité et à la chaleur de la mer mollassique s'est épanouie en Suisse une luxuriante végétation au sein de laquelle nous pouvons reconnaître près de la moitié de nos espèces pliocènes du Rhône. Signalons parmi les plus intéressantes (Cf. tableau p. 232) :

Woodwardia radicans.
Glyptostrobus europæus.
Sequoia Langsdorfii.
Sabal hæringiana.
Liquidambar europæum.
Quercus drymeia.
Zelkova crenata.
Buettneria tiliæfolia.
Platanus aceroides.
Cinnamomum polymorphum.
Berchemia multinervis.
Liriodendron Procaccinii.
Acer decipiens.
— *integrilobum.*
Juglans regia.
Pterocarya caucasica.
Robinia arvernensis.
Diospyros brachysepala.

Cette flore de la Suisse, qui renferme tant d'éléments identiques à ceux de la vallée du Rhône, s'est développée sous un climat analogue à celui de la Louisiane actuelle, des Canaries, de l'Afrique du Nord et de la Chine méridionale, climat indiqué par une température moyenne de 20°-21° C.

Comme la flore helvétienne d'Œningen, *les flores* — (miocène supérieur) — *des environs de Privas*, *de Joursac*, *de Sinigaglia et de Cerdagne*, sont remarquables par le grand nombre d'espèces qu'elles présentent en commun avec notre flore pliocène, et la plupart de ces espèces communes sont les mêmes que nous venons de signaler en Suisse (Cf. tableau, p. 232).

La flore de Joursac (alt. 870 m.) contient les restes d'une végétation développée sur les hauteurs. Nos gisements du Rhône contiennent plus de 20 espèces comparables avec des spécimens de Joursac. Ce sont surtout des espèces à affinités

(1) Gardner, *Éoc. flor. England*
(2) Saporta 6, *Flor. travert. Sézanne.* — Langeron, *Contr. flor. Sézanne.*

froides ou des montagnes : *Fagus*, *Pterocarya*, *Carya*, *Zelkova*, *Acer*, *Quercus* du groupe *hispanica.*

Au Mont-Charay (600 mètres) et surtout à Rochessauve (400 mètres), les espèces plus exigeantes au point de vue thermique prennent une plus grande importance : *Ficus*, *Cinnamomum*, *Laurus*, *Liquidambar*, *Quercus drymeia.* Dans ces deux flores, comme dans celles de Joursac, il existe une proportion d'espèces exotiques ou archaïques bien plus considérable que dans nos flores pliocènes : *Cedrus vivariensis*, *Callitris Brongniarti*, *Ostrya*, *Ardisia*, *Bumelia*, *Andromeda*, *Parrotia*, *Sapindus*, *Rhus*, *Zizyphus*, *Cercis* (environs de Privas) ; *Abies Ramesi*, *Celtis Japeti*, *Porana œningensis*, *Bumelia bohemica*, *Cesalpinia*, *Gleditschia* (Joursac).

La flore montagneuse de *Cerdagne* (1 100 mètres) compte une quarantaine d'espèces surtout forestières développées aux abords d'un lac et le long des ruisseaux, en particulier : *Fagus*, *Quercus hispanica*, *Juglans*, *Acer pyrenaicum*, *Populus.*

Enfin à *Sinigaglia* nous rencontrons environ 35 de nos espèces du Rhône. Parmi les plus remarquables, notons : *Glyptostrobus europæus*, *Ginkgo biloba*, *Smilax mauritanica*, *Fagus pliocenica*, *Quercus drymeia*, de nombreuses empreintes de Chênes du groupe *hispanica*, *Zelkova*, *Ulmus*, les Lauracées : *Laurus*, *Sassafras*, *Persea*, *Oreodaphne*, *Cinnamomum*, *Liriodendron*, *Acer decipiens*, *A. integrilobum*, *Platanus aceroides*, *Liquidambar europæum;* la flore des régions basses, chaudes et humides est mélangée avec celle des versants voisins, comme dans la vallée du Rhône.

Parmi les autres flores fossiles miocènes avec lesquelles il est intéressant de comparer notre flore du Rhône, notons particulièrement celle de Bilin (Bohême) d'après les travaux d'Ettingshausen et celle de Silésie d'après la revision critique, entreprise récemment par Krausel (1).

En *Silésie*, nous trouvons plus de vingt espèces semblables aux nôtres ; notons spécialement *Glyptostrobus*, *Sequoia*, *Juglans cinerea*, *Persea*, *Cinnamomum*, *Buettneria*, *Liquidambar*, *Platanus aceroides*, *Trapa silesiaca.*

(1) Cf. GŒPPERT 1 et 2, *Flor. Schossnitz.* — KRAUSEL, *Pflanz. Schles.* ; *Nachtrage* 1 et 2. — ETTINGSHAUSEN 7, *Fl. v. Bilin* (Cf. tableau, p. 232).

Parmi nos espèces du Rhône qui trouvent leur équivalent dans la flore de *Bilin*, signalons :

Osmunda bilinica, *Phragmites œningensis*, *Smilax mauritanica*, *Glyptostrobus europæus*, *Sequoia Langsdorfii*, *Pinus* sect. *tæda*, *Carpinus*, *Fagus pliocenica*, *Quercus drymeia*, *Ulmus Braunii*, *Zelkova crenata*, *Platanus aceroides*, *Liquidambar europæum*, *Populus flaccida*, *Nerium*, *Acer integrilobum*, *Sapindus bilinicus*, *Berchemia multinervis*, *Juglans regia*, *Pterocarya caucasica*.

En, résumé, toutes les comparaisons que nous avons établies entre notre flore pliocène et les flores tertiaires plus anciennes (comparaisons qu'il nous paraît inutile de multiplier davantage) montrent que la plupart de nos espèces pliocènes se retrouvent dans le passé, soit sur place, soit sous des latitudes plus septentrionales, en des ancêtres dont il est souvent difficile de les distinguer ; notre flore pliocène se relie très intimement avec la flore miocène ; elle s'en distingue cependant par une diminution sensible dans le nombre des espèces chaudes et exotiques (1).

C. — Comparaison de la flore pliocène du Rhône avec les flores récentes.

Nos gisements pliocènes de la vallée du Rhône sont environnés par un certain nombre de localités où ont été recueillies des flores plus récentes qu'il est intéressant de comparer avec celle qu'ils ont livrée eux-mêmes :

En France.	Durfort (Gard).
	Montpellier (tufs de) ; vallée de la Vis (Hérault).
	Saint-Antonin, Meyrargues, les Aygalades (Bouches-du-Rhône).
	Belgentier, les Arcs (Var).
	Saint-Saturnin (Puy-de-Dôme) ; Entraigues (Savoie) ; Resson (Aube) ; Moret (Seine-et-Marne).
En Italie.	Travertins de Toscane, de Massa, de Lipari.

Les gisements italiens, en particulier celui de Toscane, contiennent encore :

(1) Cf. Laurent, *Fl. Menat*, p. 221.

Liquidambar europæum.
Orcdaphne fœtens.
Persea speciosa.
Laurus canariensis.
Platanus aceroides.
Planera Ungeri (Zelkova crenata).

et à côté de ces derniers représentants des flores exotiques :

Smilax mauritanica.
Quercus Ilex.
— *sessiliflora*
Fraxinus Ornus.
Viburnum Tinus.
Buxus sempervirens.
Acer Pseudoplatanus.
Fagus silvatica.

La flore quaternaire d'Italie, beaucoup moins variée que la flore pliocène, est cependant plus riche en espèces exotiques que la flore quaternaire de France.

Si nous considérons les gisements français, nous pouvons remarquer d'abord leur pauvreté en espèces ; autour de chaque station, la végétation paraît avoir été peu variée. Ensuite, dans ceux qui sont les plus riches, le nombre est très restreint des espèces communes avec le pliocène, et plus rares encore sont les formes exotiques ; la plupart des formes recueillies vivent encore sur les mêmes emplacements ou ont subi tout au plus un faible recul vers le sud.

Dans l'ensemble des gisements du centre et du sud-est de la France, nous pouvons noter comme semblables aux formes pliocènes (1) :

(1) Cf. Saporta 1, *Note sur plant. foss. de Provence.* — Id. 4, *Flore des tufs quatern. de Provence.* — Id. 18, *Monde des plantes*, p. 348, f. 111 (Durfort). — Planchon, *Tufs de Montpellier.* — Braun-Blanquet, *Découverte du Laurus canariensis dans les tufs de Montpellier.* — Fritel 5, *Remarq. sur la flore quaternaire du Midi de la France.* — Boulay 1, *Flore foss. du Bézac, près Saint-Saturnin.* — Id., 2, *Flore tufs quatern. vallée de la Vis.* — Fliche 1, *Étud. paléont. sur les tufs quatern. de Resson.* — Id. 3, *Flore lignites quat. Nord-Est.* — Id. 4, *Flore tufs de Lautaret.* — Bleicher et Fliche 2, — *Rech. rel. tufs quatern. Nord-Est.* — Saporta 14, *Climat envir. Paris époq. du diluvium gris.* — Gaudin et Strozzi, *Mém. III, IV, V.* — Meschinelli *Flor. tuf. Monte-Summa.* — Braun-Blanquet, *Origine et développement des flores dans le Massif Central de la France* (*Ann. Soc. Linn.* Lyon, t. LXVIII, p. 113-143, 1921-1922).

	Saint-Saturnin.	Vallée de la Vis.	Montpellier	Durfort.	Provence.	Entraigues (Savoie).	Resson (Aube).	Moret (S.-et-M.).
Phragmites œningensis	X	.	.	.	.	X	X	.
Smilax aspera	.	.	X	.	.	.	.	.
Salix alba	.	?	.	.	.	?	.	.
Populus alba	X	.	.	.	X	.	?	X
— *nigra*	X	.	.	.	.	.	.	.
— *Tremula*...............	.	.	.	.	.	X	X	.
Alnus glutinosa	X	X	X	.	.	.	?	.
Carpinus cf. *orientalis*.	.	.	.	.	X	.	.	.
— — *betulus*	.	.	.	X	.	X	.	.
Quercus hispanica	.	.	.	X	.	.	.	.
— *sessiliflora*	.	.	X	.	.	.	.	.
— *Ilex*...	.	.	X	.	.	.	.	.
— *Pseudosuber*..........	.	.	.	X	.	.	.	.
Fagus silvatica................	X	X	.	X	.	.	X	.
Juglans regia	.	.	.	.	X	.	X	.
Zelkova crenata	.	.	.	X	.	.	.	.
Ulmus campestris	.	X	X	.	X	.	.	.
Laurus canariensis	.	X	X	.	X	.	.	X
Buxus sempervirens...........	.	X	X	.	X	.	X	X
Acer opulifolium	.	.	X	.	X	.	X	.
— *Pseudoplatanus*	.	.	.	.	.	X	.	X
Viburnum Tinus	.	.	X	.	.	.	.	?
Fraxinus Ornus	.	.	X	.	.	.	.	.
Phillyrea angustifolia	.	.	X	.	.	.	.	.
— *latifolia* (*media*).......	.	X	X	.	X	.	.	.
Cornus sanguinea	.	X	.	.	.	.	X	.

A ces éléments, s'en ajoutent d'autres que nous n'avons point rencontrés dans le pliocène du Rhône :

Vitis vinifera.
Ficus carica.
Cratægus oxyacantha.
Amelanchier vulgaris.
Sorbus domestica.
Cotoneaster pyracantha.
Malus acerba.
Pteris aquilina.
Scolopendrium officinale...

Dans tous ces gisements, l'allure de la végétation est toute moderne et semblable à la végétation encore indigène. Par l'absence de types exotiques, elle contraste singulièrement avec la flore pliocène, qui, par ailleurs, nous l'avons vu, offre

avec la flore miocène des points de contact très nombreux, plus nombreux qu'avec les flores récentes.

Quels sont les phénomènes qui dans nos régions du Sud-Est ont amené l'appauvrissement de la flore? Il convient de recourir à la géologie pour trouver les éléments d'une réponse à cette question (1).

La fin de l'époque tertiaire a été marquée dans le Sud-Est par la continuation des soulèvements alpins ; les dépôts plaisanciens ont été eux-mêmes, sur la rive gauche du Rhône, portés à des hauteurs pouvant dépasser 300 mètres ; ces mouvements ont contribué à refouler la mer dont, la présence, jusqu'aux abords de Lyon, avait rendu le climat doux et humide.

A la suite de ces soulèvements, une période d'érosions intenses a succédé au calme du plaisancien ; inondations, transports torrentiels de graviers, de cailloutis, ont dû être en bien des endroits peu favorables à la végétation.

Les phénomènes les plus importants sont les phénomènes glaciaires (2) qui se manifestent pour la première fois avec le sicilien. Tandis que les glaciers s'étendent largement sur le nord de l'Europe et sur les Alpes, grâce sans doute à l'effondrement d'un reste de continent Atlantique, un courant froid pénètre dans la Méditerranée et amène avec lui la faune du Nord (*Cyprina islandica*...). Ces conditions nouvelles n'ont pas dû manquer d'influer grandement sur la température de la région méditerranéenne ; elles ont certainement contribué à abaisser sensiblement la moyenne thermique, qui paraît s'être jusque là maintenue aux environs de 20°. De même que le réservoir d'eau à température élevée (13° jusqu'au fond) de la Méditerranée actuelle est un élément qui contribue à déterminer aujourd'hui le caractère subtropical du climat et par suite de la flore méditerranéenne, de même au début du quaternaire les eaux venues du Nord, en refroidissant le climat, ont rendu impossible à un grand nombre de

(1) Cf. de Lapparent, *Traité de géologie*. — Haug, *Traité de géologie*. — Suess, *La Face de la terre*.

(2) Cf. de Lapparent, *loc. cit.*, p. 1664, Répartition des glaciers quarternaires, et fig. 779, Carte du maximum de l'extension glaciaire (d'après de Geer).

nos plantes pliocènes l'habitat des bords de la Méditerranée : il est très possible que fussent réalisées des conditions analogues à celles qui se rencontrent aujourd'hui à la surface de la mer du Nord (5° à 7° en hiver, 13° à 16° en été); encore faut-il tenir compte ici du voisinage du Gulf-Stream ; il est vrai que cet élément peut être compensé quand il s'agit de la vallée du Rhône par la différence de latitude.

Tandis qu'en Amérique et en Extrême-Orient les espèces semblables aux nôtres ont trouvé vers le sud, lors du refroidissement glaciaire, des territoires où elles ont pu se conserver grâce à des conditions plus clémentes, dans la vallée du Rhône beaucoup d'espèces pliocènes ont été arrêtées dans leur migration vers le sud par la Méditerranée et ont définitivement disparu de notre pays.

Le contraste entre la flore pliocène et la flore quaternaire du Rhône se comprend donc si on le rapproche des phénomènes géologiques et des modifications climatériques qui, dans le Sud-Est, ont marqué la fin du tertiaire et les premiers temps quaternaires (1).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

En résumé :

1° L'âge des gisements de végétaux fossiles de la vallée du Rhône étudiés dans le présent travail est parfaitement déterminé par la stratigraphie et la paléontologie animale :

Saint-Marcel, Théziers, Bagnols, Eurre : plaisancien supérieur. — Vacquières : astien inférieur.

2° Saint-Marcel, avec ses 55 espèces, la plupart basées sur des documents nombreux et bien caractérisés, est le plus important gisement de végétaux pliocènes de la vallée du Rhône. Avec les 15 espèces particulières aux autres gisements plaisanciens (Théziers, 13 sur 39; Eurre, 1 sur 7; Bagnols, 1), l'ensemble de la flore plaisancienne du Rhône renferme un total de 70 es-

(1) Cf. Zeiller, *Paléobot.*, p. 360. — Cf. Cl. a. E.-M. Reid, *Plioc. Flor. D. Pr. Border*, p. 15 et sq. — Reid (E.-M.), *Comparat. rev. of plioc. flor.*, p. 149 et sq. — Laurent 4, *Progr. rei botan.*, p. 358 et sq.

pèces. Deux formes sont particulières à Vacquières (sur 13); la flore du pliocène moyen (plaisancien supérieur et astien inférieur) compte donc un total de 72 espèces.

3º Les éléments les plus caractéristiques de la flore plaisancienne du Rhône sont :

Fougères	*Woodwardia radicans*, *Osmunda bilinica*.
Gymnospermes .	*Ginkgo adiantoides*, *Torreya nucifera*, *Glyptostrobus europæus*, *Sequoia Langsdorfii*, *Pinus* sect. *tæda*.
Monocotylédones.	*Phragmites œningensis*, *Smilax mauritanica*, *Sabal hæringiana*.
Dicotylédones...	
Salicacées.....	*Populus Tremula*, *P. alba*, *P. nigra*, *P. flaccida*.
Bétulacées	*Alnus stenophylla*.
Fagacées	*Quercus Suber*, *Q. Ilex*, *Q. coccifera*, *Q. drymeia*, *Q. Mirbeckii*, *Q. sessiliflora*, *Q. lusitanica*, *Castanea atavia*, *Fagus pliocenica*.
Juglandacées .	*Juglans cinerea*, *J. regia*, *Pterocarya caucasica*, *Carya minor*.
Ulmacées	*Ulmus Braunii*, *Zelkova crenata*.
Magnoliacées ..	*Liriodendron Procaccinii*.
Lauracées	*Laurus canariensis*, *Persea indica*, *Oreodaphne Heeri*, *Sassafras Ferrettianum*, *Cinnamomum polymorphum*.
Sterculiacées ..	*Buettneria tiliæfolia*.
Acéracées.....	*Acer opulifolium*, *A. lætum*, *A. pyrenaicum*, *A. decipiens*, *A. integrilobum*.
Hamamélidacée.	*Liquidambar europæum*.
Platanacées ...	*Platanus aceroides*.
Oléacées	*Fraxinus Ornus*, *Notelea excelsa*.
Apocynacées ..	*Nerium oleander*.

4º Parmi les éléments de la flore plaisancienne du Rhône, 47 espèces sur 70 — soit 67 p. 100 — ont pu être considérées comme identiques ou presque identiques à des espèces encore vivantes.

5º Parmi les 70 espèces plaisanciennes du Rhône, 26, — soit 37 p. 100, — ont pu être comparées à des formes actuelles *indigènes* (*Populus nigra*, *P. alba*, *P. Tremula*, *Q. Ilex*, *Q. coccifera; Ulmus campestris; Smilax mauritanica; Fagus silvatica...*).

6º 44 espèces plaisanciennes (soit 63 p. 100) ont disparu de la région où elles ont été recueillies à l'état fossile. Les représentants *exotiques* de ces espèces se rencontrent :

Dans les régions méditerranéennes, depuis la Péninsule ibérique jusqu'à la mer Caspienne à des latitudes inférieures à celles des gisements pliocènes (*Populus euphratica*, *Quercus*

lusitanica, *Q. Mirbeckii*, *Juglans regia*, *Pterocarya caucasica*, *Zelkova crenata*, *Acer orientale*, *Ilex balearica*, *Platanus orientalis*, *Fraxinus Ornus*, *Nerium oleander*...);

Dans l'Amérique du Nord (*Sequoia sempervirens*, *Sabal Adansoni*, *Liquidambar styraciflua*, *Sassafras officinale*, *Liriodendron tulipifera*, *Juglans cinerea*...);

Aux îles Canaries (*Laurus canariensis*, *Persea indica*, *Oreodaphne fœtens*, *Ilex canariensis*, *Celastrus cassinoides*);

En Extrême-Orient (*Torreya nucifera*, *Glyptostrobus heterophyllus*, *Ginkgo biloba*, *Quercus serrata*, *Buettneria aspera*, divers *Cinnamomum*).

7° A partir du rivage de la mer plaisancienne, les espèces se sont étagées sur les versants montagneux suivant leurs exigences respectives, et il semble qu'elles aient été soumises à des conditions climatériques comparables avec celles qui sont actuellement réalisées dans les régions où l'isotherme annuel est d'environ 20° et où les précipitations atmosphériques atteignent ou même dépassent 1300 millimètres d'eau (sud des États-Unis, Chine méridionale).

8° Grâce à la variété des stations étagées sur les versants du Rhône, la flore plaisancienne de cette région présente de nombreux points de contact avec les flores pliocènes du Massif Central (Mont-Dore, Cantal), de Meximieux (Ain), d'Espagne (Barcelone), d'Italie (Toscane, Lombardie, Monte-Mario).

9° Un grand nombre des espèces plaisanciennes du Rhône sont identiques ou presque à des formes des flores tertiaires antérieures. Quelques-unes ont pu être comparées à des espèces recueillies dans les gisements anciens du Groenland (crétacé), d'Angleterre et du Bassin de Paris (éocène), espèces qui paraissent avoir émigré progressivement vers le sud de l'Europe (*Sequoia Langsdorfii*, *Glyptostrobus europæus*, *Ginkgo adiantoides*, *Liriodendron Procaccinii*, *Platanus aceroides*, *Sassafras Ferrettianum*, *Diospyros brachysepala*...). Les affinités sont des plus étroites avec les flores aquitaniennes du Sud-Est (Armissan, Manosque, Argiles de Marseille), helvétienne de Suisse (Œningen), mais surtout avec les flores du miocène supérieur (Joursac, Mont-Charay et Rochessauve,

Sinigaglia, Cerdagne). On remarque cependant, quand on passe du miocène au pliocène, une diminution sensible dans le nombre des espèces chaudes et exotiques.

10° Enfin on observe dans le Sud-Est de la France un contraste frappant entre la flore plaisancienne encore riche en espèces exotiques et la flore quaternaire constituée presque exclusivement par des espèces indigènes. Ce contraste s'explique par les phénomènes géologiques et les modifications climatériques qui marquèrent dans cette région la fin du tertiaire et les premiers temps quaternaires (derniers soulèvements alpins, courants froids dans la Méditerranée, refroidissement glaciaire).

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1, 2, 3. — *Woodwardia radicans* Cav. — Fragments de pennes. La figure 1 représente grossi le spécimen fig. 3. — Saint-Marcel.
— 4. — *Osmunda bilinica* Sap. et Mar. — Fragment de penne. Vacquières.
— 5. — Portion grossie du fragment fig. 4, A.
— 6. — *Ginkgo adiantoides* Ung. (*G. biloba* L.) — La même feuille grossie, fig. 8 — Saint-Marcel.
— 7. — Autre feuille de *Ginkgo*. — Saint-Marcel.
— 9. — *Ginkgo biloba*, feuille actuelle (Jard. Bot. Fac. Cath. de Lille).
— 10. — *Adiantites senogalliensis* Mass. — Rochessauve.
— 11. — *Adiantum reniforme* L. — Herb. Boulay.
— 12. — *Torreya nucifera* Sieb. et Zucc. — Saint-Marcel.
— 13, 14, 15. — *Sequoia Lansdorfii* (Brgt.) Heer. — (*S. sempervirens* Endl.). — Saint-Marcel.

PLANCHE II

Fig. 1, 2. — *Pinus* sp., sect. *tæda*. — Saint-Marcel.
— 3, 4, 5. — *Glyptostrobus europæus* (Brgt.) Heer ; (*Gl. heterophyllus* Endl.). — Saint-Marcel.
— 6. — *Smilax aspera* L., var. *mauritanica* Desf. — Saint-Marcel.
— 7. — *Smilax Targionii* Gaud. — Théziers.
— 8. — *Polygonatum pliocenicum* n. sp. — Saint-Marcel.
— 9. — *Sabal hæringiana* Schimp. *pliocenica* N. Boul. — Bagnols-sur-Cèze.
— 10. — *Cupressus* sp. aff. *sempervirens* L. — Eurre.
— 11. — *Cupressus sempervirens* L., rameau actuel.

PLANCHE III

Fig. 1, 2. — *Osmunda bilinica* Sap. et Mar. — Fig. 2 : portion grossie A de la fig. 1. — Vacquières (Coll. Saporta, Muséum d'Hist. Natur. Paris).
— 3. — *Ostrya* sp. ? cf. *O. carpinifolia* Scop. ?
— 4-7. — *Carpinus*. Fig. 5, cf. *C. Betulus* L. ; fig. 4, 6 et 7, cf. *C. orientalis* Lam. — 3, 4 et 5, de Théziers (cf. *Fl. Théziers*, Boulay, Pl. V, f. 6 et 7) ; 6 et 7, de Saint-Marcel.
— 8. — *Alnus insignis* N. Boul. — Théziers.
— 9-11. — Strobiles d'*Alnus*. — 9 et 10, Vacquières, 11, Théziers.
— 12-15. — *Phragmites œningensis* A. Br. 13 et 14, feuilles ; 12, base de tige dressée ; 15, rhizome. — 15, de Vacquières ; 14, de Saint-Marcel. — 12 et
— 13 : cf. Sap. et Mar., *Fl. Vacq.*, Pl. VII, f. 1, 2 (Coll. Saporta, Mus. Hist. nat. Paris).
— 16-19. — Monocotylédones herbacées. Vacquières.

PLANCHE IV

Fig. 1, 2, 3, 4. — *Populus alba* L. — Saint-Marcel.
— 5. — *Populus Tremula* L. — Saint-Marcel.
— 6, 7, 8. — *Populus nigra* L. — Saint-Marcel.
— 9. — Capsules de *Populus*. — Saint-Marcel.
— 10. — Chaton mâle de *Populus*?. — Théziers.
— 11. — *Salix* sp. aff. *S. alba* L. — Théziers.
— 12. — *Salix* sp. aff. *S. alba* L. — Saint-Marcel.

PLANCHE V

Fig. 1-11. — *Alnus stenophylla* Sap. et Mar. — 8 et 10 de Théziers ; la feuille 10 a été représentée par l'abbé Boulay (*Fl. Théz.*, Pl. V, f. 4). — 11, de Vacquières, cf. Sap. et Mar., *Fl. Vacq.*, Pl. VII, f. 3. — Les autres spécimens sont de Saint-Marcel.
— 12. — *Alnus maritima* Nutt. — Maryland (Herb. Boulay).
— 13-17. — *Alnus glutinosa* Gærtn. — 13, du Jard. bot. Lyon. — 14-17, de Saint-Nectaire, Auvergne (Herb. Boulay).

PLANCHE VI

Fig. 1.-5. — *Fagus pliocenica* Sap. — 1, faînes. 2-5, feuilles. — Saint-Marcel.
— 6-7. — *Quercus Suber* L. *pliocenica* N. Boul. — Saint-Marcel.
— 8-9. — *Quercus Pseudosuber* Santi. — 8, de Théziers ; 9, feuille actuelle (Herb. Boulay).
— 10-13. — *Quercus drymeia* Ung. — 10, de Théziers ; 11 et 12, de Saint-Marcel ; 13, de Rochessauve.
— 14-15. — *Castanea atavia* Ung. (*C. vesca* Gærtn.). — Saint-Marcel.

PLANCHE VII

Fig. 1 et 4. — *Quercus sessiliflora* Sm. — 1, du Cantal, communiqué par M. P. Marty ; 4, de Mirecourt (Vosges).
— 2. — *Quercus lusitanica* Webb. s. sp. *faginea* Boiss. (Herbier Audibert).
— 3. — *Quercus Mirbeckii* Dur. — Jard. bot. de Toulouse.
— 5-10. — *Quercus* de Saint-Marcel. *Q. hispanica* Rér. — 5, 6, 7, 10 : cf. *Q. sessiliflora*. — 8, cf. *Q. Mirbeckii*. — 9, Cf. *Q. lusitanica*.
— 11-12. — *Carya minor* Sap. et Mar. — Saint-Marcel.
— 13. — *Pterocarya caucasica* C.-A. Mey. — Saint-Marcel.

PLANCHE VIII

— 1, 2, 3. — *Quercus Ilex* L. — Feuilles recueillies sur le même pied, près de Cannes (Alpes-Maritimes).
— 4-8. — *Quercus Ilex* L. — Feuilles de Saint-Marcel.
— 9. — *Quercus coccifera* L. — Herbier Boulay.
— 10-11. — *Quercus coccifera* L. — Saint-Marcel.
— 12. — *Juglans regia* L. — Feuille de Saint-Marcel.
— 13-16. — *Juglans cinerea* L. — 13, Noix, vue extérieure ; 14 et 15, valves de la même, vue intérieure ; 16, moulage externe d'un autre spécimen. — Saint-Marcel.

PLANCHE IX

Fig. 1-4. — *Zelkova crenata* Sp. — Saint-Marcel.
— 5. — *Ulmus Braunii* Heer. — Saint-Marcel.
— 6. — *Juglans regia* L. — Théziers. Spécimen de la Collection Berthon, Instit. cathol. de Paris.
— 7. — *Myrica* sp. aff. *cerifera* Lam. — Saint-Marcel.
— 8. — *Myrica Parlatorii* Mass. — Théziers.
— 9-11. — *Cinnamomum polymorphum* Heer. — Saint-Marcel.
— 12-16. — *Sassafras Ferrettianum* Mass. (*Sassafras officinale* Nees.) Les spécimens fig. 13 et 15 sont de Théziers (Coll. Berthon, Inst. cath. de Paris) ; les autres sont de Saint-Marcel.

PLANCHE X

Fig. 1-5. — *Laurus canariensis* Webb. *pliocenica* Sap. et Mar. — 1, Feuille de Théziers ; 2-5, de Saint-Marcel.
— 6-9. — *Oreodaphne Heeri* Gaud. — (*O. fœtens* Nees). — Saint-Marcel.
— 10-12. — *Persea indica* Spr. *pliocenica* Laur. — Saint-Marcel.

PLANCHE XI

Fig. 1-3. — *Buettneria tiliæfolia* (Al. Br.) Dep. f. 2, de Théziers ; f. 1 et 3, de Saint-Marcel.
— 4-6. — *Buxus sempervirens* L. — Saint-Marcel.
— 7. — *Pirus canescens* Spach. — Théziers.
— 8. — *Zanthoxylum juglandinum* Heer. — Saint-Marcel.
— 9-10. — *Robinia arvernensis* Laur. — Saint-Marcel.
— 11. — Foliole de Légumineuse. — Saint-Marcel.

PLANCHE XII

Fig. 1. — *Liriodendron Procaccinii* (Ung. *L. tulipifera* L.) — Théziers. (feuille lég. réduite). Cf. Boulay, *Fl. Théz.*, Pl. VII, f. 2.
— 2. — Samare d'Érable, Vacquières. Cf. Sap et Mar., *Fl. Vacq.*, Pl. VIII, f. 10.
— 3-5. — *Acer pyrenaicum* Rér. — 3 et 4, de Théziers (Coll. Berthon, Inst. cath. de Paris) ; 5, de Saint-Marcel.
— 6-8. — *Acer Nicolai* N. Boul. — *Acer pyrenaicum* Rér.? — 6-8, Théziers.
— 9. — *Acer opulifolium* Vill. *pliocenicum* Sap. et Mar. — Théziers.
— 10-13. — *Acer decipiens* Heer. — Saint-Marcel.
— 14. — *Acer integrilobum* Weber. — Saint-Marcel.

PLANCHE XIII

Fig. 1. — *Tilia crenata* N. Boul. — Cf. *Fl. de Théz.*, Pl. VII, f. 1. Feuille d'*Acer*? — Théziers.
— 2-4. — *Trapa silesiaca* Gœpp. Cf. Boul., *Fl. de Théz.*, Pl. VI, f. 10-11. — Vacquières.
— 5-8. — *Diospyros brachysepala* Al. Br. — 7, de Théziers, les autres feuilles, de Saint-Marcel.
— 9-11. — *Platanus aceroides* Gœpp. — Feuilles de Saint-Marcel. La feuille f. 9 est réduite de moitié.

Fig. 12. — Glomérule de *Liquidambar*. — Saint-Marcel.
— 13. — *Liquidambar europæum*. Al. Br. — Saint-Marcel.

PLANCHE XIV

Fig. 1. — *Polygonatum vulgare* Desf. — Herb. Boulay.
— 2. — *Populus Tremula* L. — Saint-Marcel.
— 3. — *Nerium Oleander* L. — Théziers.
— 4. — Feuille de Vacquières nommée par Saporta et Marion *Alnus stenophylla* (*Fl. Vacq.*, Pl. VII, f. 4). Comme l'abbé Boulay, nous la considérons comme représentant une foliole de *Fraxinus Ornus* L.
— 5. — Feuille de Vacquières nommée par Saporta et Marion *Viburnum palæomorphum* (*Vacq.*, Pl. VIII, f. 7). C'est peut-être aussi une foliole de *Fraxinus Ornus*.
— 6. — Foliole terminale de *Fraxinus Ornus* L. — Saint-Marcel.
— 7-8. — Folioles de *Fraxinus Ornus* L. — Jard. bot., Univ. cath. de Lille.
— 9-10. — *Notelea excelsa* Webb. — Saint-Marcel.
— 11. — *Cornus*. — Cf. *C. sanguinea* L. — Saint-Marcel.
— 12, 14 et 16. — *Celastrus gardonensis* Sap. et Mar. — 12. Saint-Marcel ; 14, Vacquières (Cf. Sap. et Mar., *Vacq.*, Pl. VIII, f. 11) ; 16, Théziers.
— 13 et 15. — *Celastrus cassinoides* L'Hér. — Iles Canaries.
— 17. — *Ulmus Braunii* Heer. — Saint-Marcel.
— 18 et 19. — *Phillyrea latifolia* L. var. *ilicifolia* D. C.? — Théziers.
— 20. — Fruit d'Asclépiadée? — Théziers.

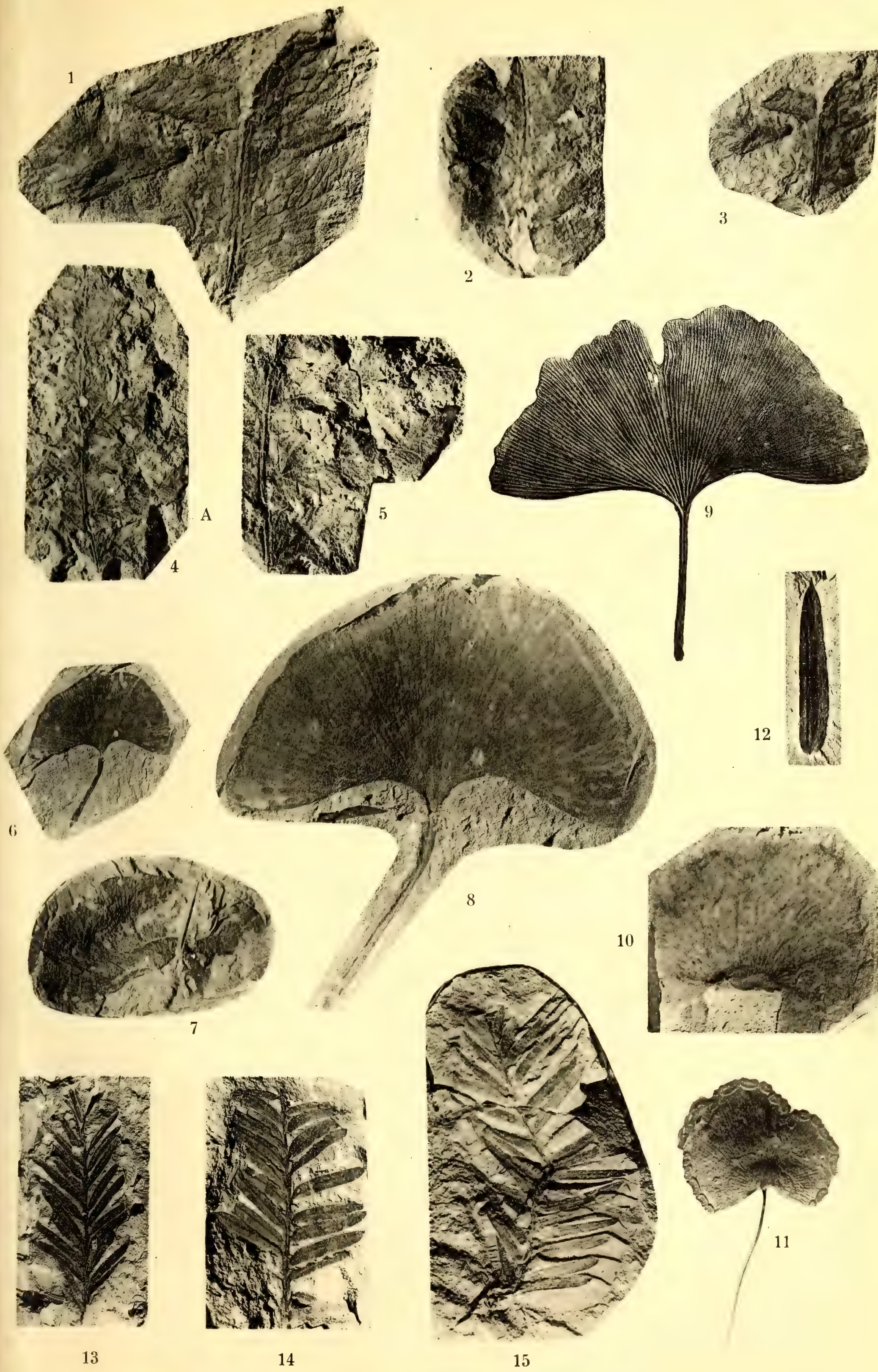
PLANCHE XV

Fig. 1, 5. — *Ilex canariensis* Web. et Berth. — 1 et 5, feuilles actuelles. Ténériffe, Bourgeau, 1855, n° 1358. — 2, Théziers ; 3 et 4, Saint-Marcel.
— 6. — *Acer lætum* C.-A. Mey. — Herbier Muséum Paris.
— 7. — *Acer lætum* C.-A. Mey. *pliocenicum* Sap. et Mar. — Théziers.
— 8. — *Berchemia volubilis* D. C. Les Barres.
— 9. — *Berchemia multinervis* Heer. — Saint-Marcel.
— 10-12. — *Sapindus bilinicus* Ett. — Théziers.
— 13. — *Quercus Sartorii* Liebm. Mexique. — Herbier Boulay.
— 14. — *Quercus serrata* Thb. — Chine. — Herb. Boulay.
— 15. — *Quercus Libani* Oliv. — Herbier Boulay, provenant d'un envoi de G. de Saporta.
— 16, 17. — *Viburnum Tinus* L. — 16, Saint-Marcel ; 17, feuille actuelle. — Herbier Boulay.

INDEX ALPHABÉTIQUE [1]

1) Les caractères gras indiquent la page principale.

TABLE DES MATIÈRES



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

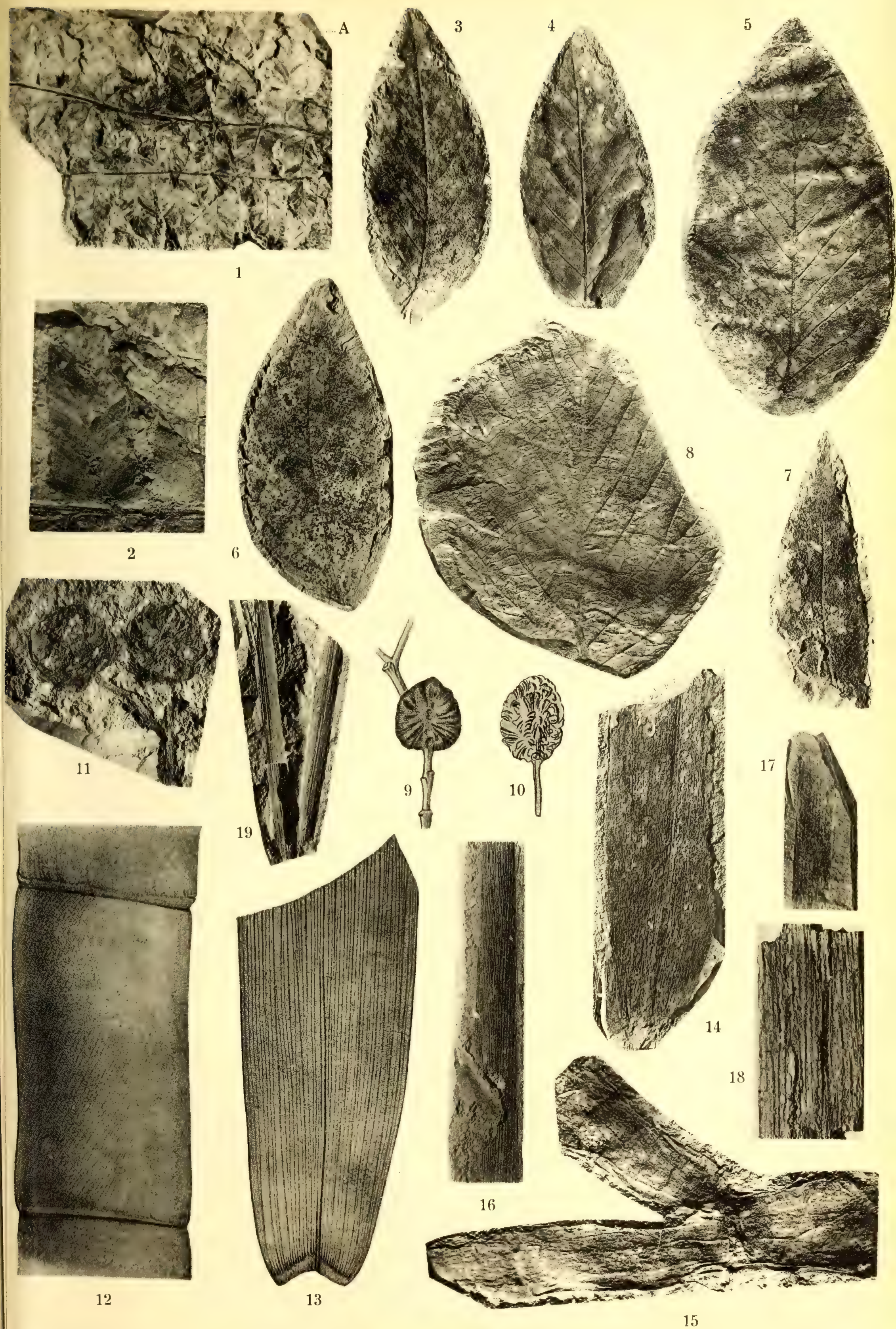
IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Editeurs

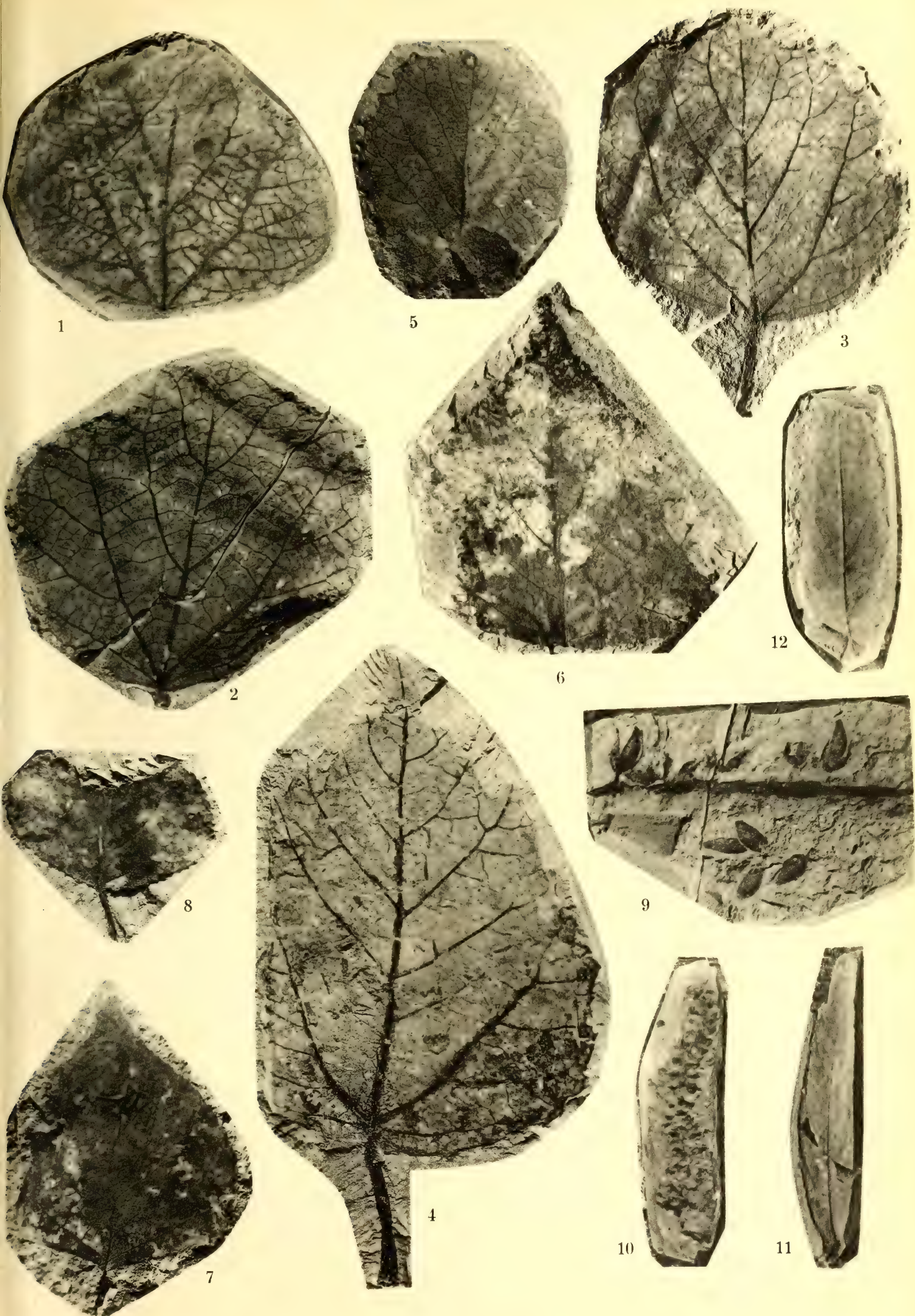
IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

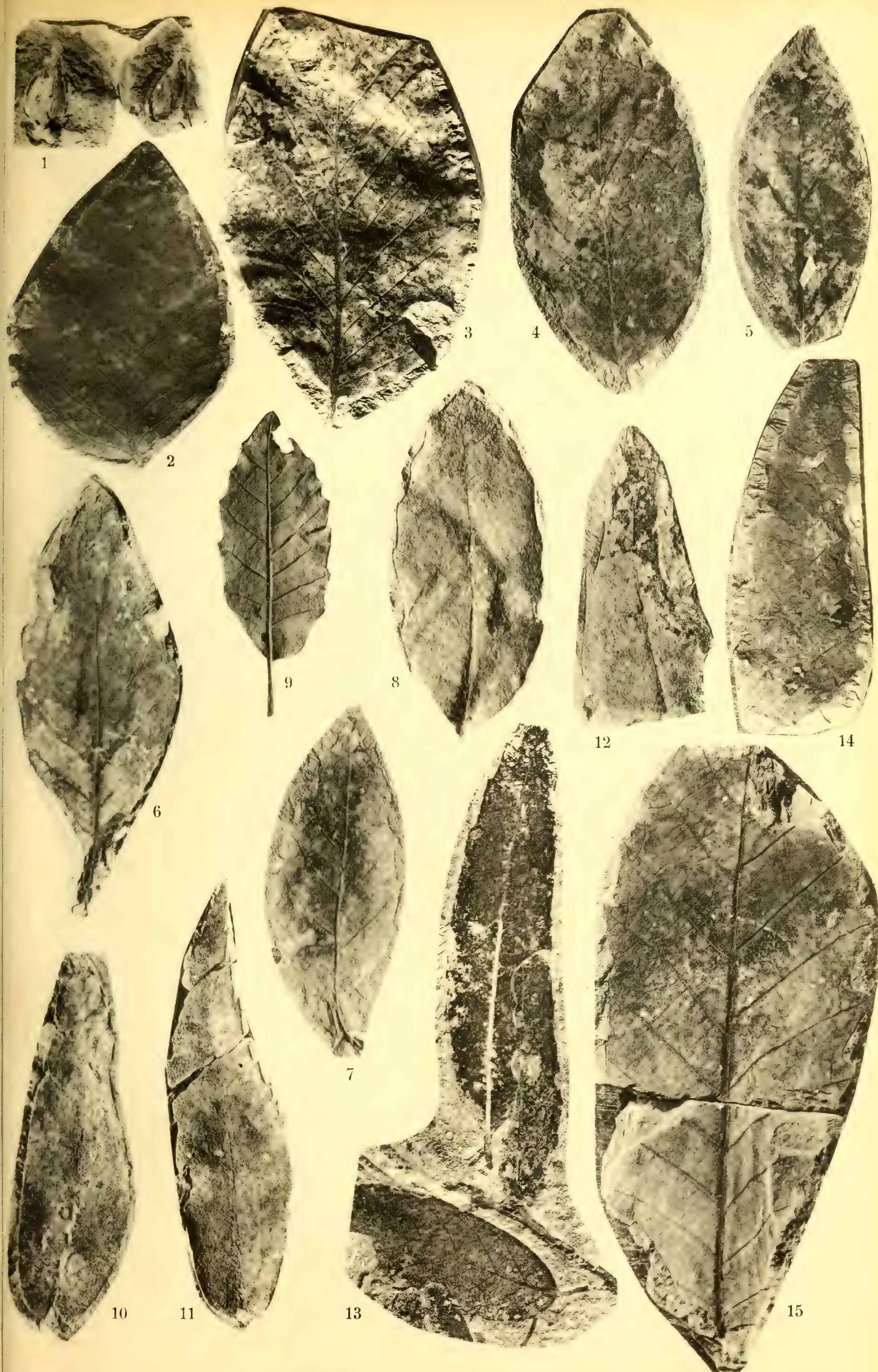
IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Editeurs.

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Editeurs.

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

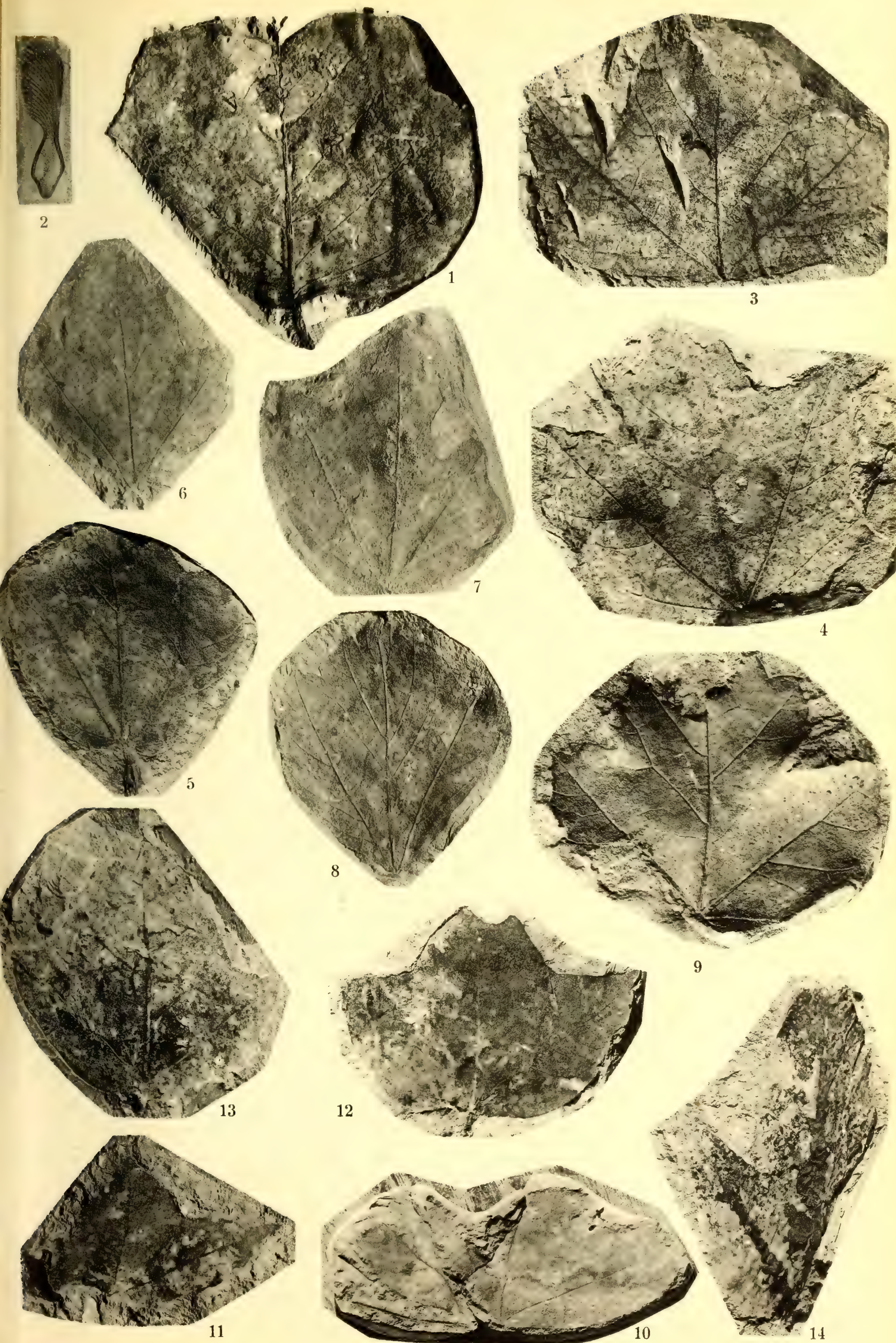
IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Editeurs

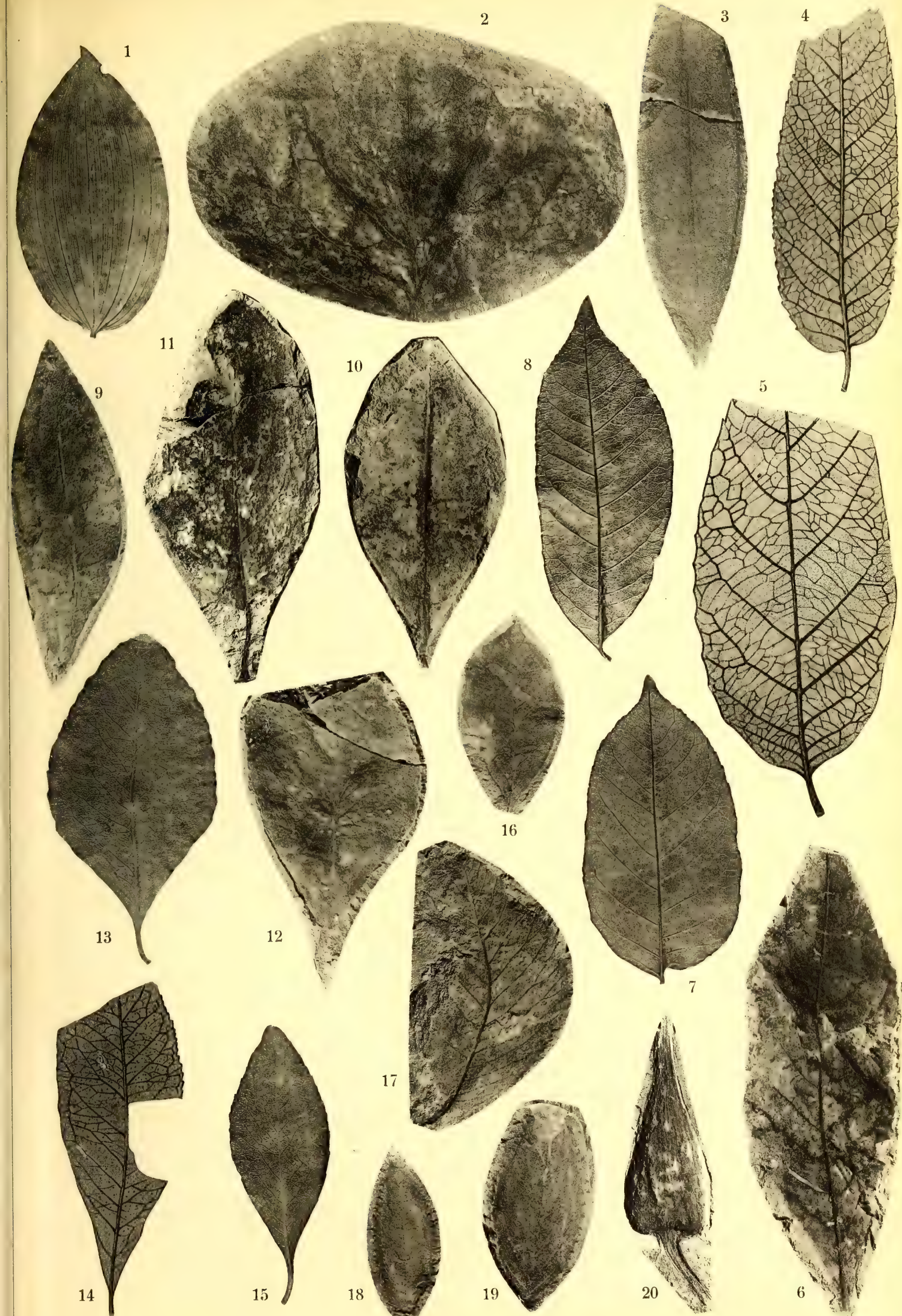
IMP. CATALA FRÈRES, PARIS



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS



Flore pliocène de la Vallée du Rhône.

Masson & Cie, Éditeurs

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5066-22. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

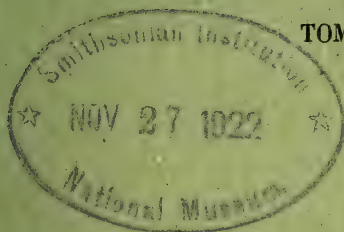
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME IV. — N° 5



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1922

Ce fascicule a été publié en octobre 1922.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 1 volume gr. in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. E.-L. Bouvier.

L'abonnement est fait pour 1 volume grand in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

France : 40 francs. — Union postale : 40 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),		30 vol.	*(Épuisée.)*
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie,	20 vol.	(*Rare.*)
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie,	20 vol.	450 fr.
(Les années 1844 et 1853 sont épuisées.)			
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
(Les années 1854 et 1863 sont épuisées.)			
Cinquième Série (1864-1874).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
Sixième Série (1875-1884).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
Septième Série (1885-1894).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Huitième Série (1895-1904).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Neuvième Série (1905-1915).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Dixième Série (1916-1920).	Zoo. Tomes I-II et III-IV à		40 fr.
—	Bot. Tomes I-II, III et IV à		40 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879-1891).

22 volumes.. 440 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements... 50 fr. — Étranger.............. 60 fr.

Le Fascicule : 15 fr.

LA DÉGÉNÉRESCENCE DES PLANTES CULTIVÉES ET L'HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS

Par J. COSTANTIN

I. — Dégénérescence de la Pomme de terre.

La dégénérescence (1) des plantes cultivées est un phénomène bien connu, qui a été étudié depuis longtemps. Il se caractérise aisément dans le cas de la Pomme de terre ; comme cette plante est cultivée pour ses tubercules, quand la production de ces derniers fait complètement défaut, on se trouve en présence d'un exemple typique permettant de comprendre ce qu'il faut entendre par une espèce qui dégénère.

Dès l'origine de l'introduction du *Solanum tuberosum* (2),

(1) Quand on essaie de donner une définition de la dégénérescence, on s'aperçoit qu'il n'est pas plus aisé pour ce phénomène que pour celui de la vie de trouver une formule satisfaisante. — Dans un article très intéressant, M. Ducomet [De la dégénérescence des végétaux multipliés par voie asexuée (*Journ. Soc. hort. de France*, 4e série, XXII, 1921, juillet, p. 552)] dit qu'il « s'agit d'un changement en mal ; c'est le passage de l'état d'origine à un état moins bon ». Il distingue la détérioration « apparente » et la « dégénérescence vraie ». Cette dernière est « un phénomène biologique d'ordre intrinsèque ; la détérioration passagère ou locale apparaît comme un état d'ordre extrinsèque ». Il termine son article, qui est en somme très clair, par cette formule qui n'éclaircit guère les choses : « La dégénérescence n'est pas autre chose qu'un mot, d'emploi commode, qui englobe l'ensemble des déterminants externes d'un état physiologique ou pathologique évitable. »

(2) On sait que le premier document authentique se rapportant à cette introduction est une aquarelle de Clusius (né à Arras en 1526, mort à Leyde en 1609) conservée au Musée d'Anvers Plantin-Moretus (Mourentorf) depuis 1588. On lit au bas de la planche, sur laquelle on reconnaît aisément la Pomme de terre : *Taratoufli a Philippo de Sivry acceptum Viennæ 26 januarii 1588 Papas peruanum Pietri Ciecæ* ». C'est-à-dire : « *Petite Truffe reçue de Philippe*

le botaniste Clusius (Charles de L'Écluse), qui s'est occupé le premier de sa culture, dit nettement que parfois la plante ne produit pas de tubercules (1).

Parmentier qui, beaucoup plus tard, sous Louis XVI, fit des efforts si méritoires pour diffuser la culture de cette espèce en France, put faire des constatations analogues (2).

A l'heure actuelle, la même question est tout à fait à l'ordre du jour, par l'extension considérable en France et générale dans toute l'Europe (Hollande, Angleterre, Allemagne, etc.) et les États-Unis des maladies dites de dégénérescence de la Pomme de terre. Comme jusqu'ici dans l'enroulement, la frisolée, la mosaïque, le crinkle (3), on n'a pas

de Sivry (un des correspondants de Clusius, seigneur de Walhain, gouverneur de la ville de Mons, en Hainaut, Belgique, qui la tenait d'un personnage de la suite du légat du pape ; ce qui indique l'itinéraire de la plante, en sens inverse : Belgique, Rome, Espagne) *à Vienne le 26 janvier 1588. Papas des péruviens de Pierre Cieça* (c'est ce dernier qui a publié en 1550 une Chronique espagnole du Pérou où ce compagnon de Pizarre a mentionné ce qui suit : Papas « semblables à des tubercules », à pulpe de Châtaigne, donnant le Chuño séché au soleil après congélation).

(1) Clusius, dans son ouvrage intitulé *Rariorum Plantarum Historia*, imprimé à Anvers en 1601 par Jean Moretus, gendre et successeur de Plantin, s'exprime ainsi : « On ne doit donc compter pour la conservation de l'espèce que sur les « tubercules ; il est vrai que je n'ai jamais fait d'expérience sur les graines ; « mais j'ai appris par d'autres personnes que, dans la même année, elles donnent « aussi des fleurs dont la couleur paraît différer de celles de la plante mère. « Ainsi mon ami Jean Hogheland m'écrivait que les pieds qui étaient sortis de la « semence que je lui avais envoyée avaient donné des fleurs toutes blanches, « mais qu'il avait constaté que ces pieds qu'il avait déterrés à la même époque « où l'on déterre ceux qui ont été produits par des tubercules, *n'avaient encore « développé aucun de ces derniers*, peut-être parce que les tiges n'avaient pas « encore atteint leur maturité. » [Voir Roze (Ernest), *Histoire de la Pomme de terre*, 1898, p. 91.]

(2) Parmentier, Mémoire sur les semis de Pomme de terre (séance du 30 mars 1786 de la *Société royale d'Agriculture*). « Ainsi, malgré les avantages réunis de la saison, du sol et de tous les soins que demande sa culture, la Pomme de terre dégénère, et cette dégénération, plus marquée dans certains cantons, a été portée à un tel degré que, dans quelques endroits du Duché des Deux-Ponts et du Palatinat, la plante, au lieu de produire des tubercules charnus et farineux, n'a plus donné que des racines chevelues et fibreuses, quoiqu'elle fût pourvue comme à l'ordinaire de feuilles, de fleurs et de fruits ou baies. »

« Cette espèce de calamité pour les pays qui l'éprouvent a été attribuée à plusieurs causes qui n'ont aucune part directe ; les uns ont prétendu qu'elle dépendait du défaut de maturité des racines employées à la plantation, ou de ce qu'elles avaient été endommagées par la gelée. »

(3) Une mise au point de cette question a été faite par M. Beauverie (*Rev. générale des sc.*, 1921, p. 275) où il résume brièvement les travaux très nom-

trouvé de parasite, on a été tenté de regarder ces affections comme purement physiologiques ou comme dues à un ultramicrobe invisible ou à un virus filtrant (1).

Il y a cependant un facteur de dégénérescence qu'il est impossible de négliger, c'est celui dont Noël Bernard a été premier à soupçonner l'importance, je veux parler des mycorhizes dont le rôle a été mis en lumière avec certitude dans le beau travail de M. Magrou (2), que l'Académie des sciences vient de couronner du grand prix des sciences physiques (prix Bordin, 1922).

Malgré les énigmes qui subsistent encore sur cette question passionnante de la pathologie de la Pomme de terre, on peut affirmer qu'elle a fait un pas important, et l'on peut envisager qu'il sera décisif.

Parmi les points d'interrogation qui se dressent maintenant, il faut avant tout mentionner le fait capital découlant de l'organisation des tubercules qui ne renferment pas de Champignons, pas plus d'ailleurs que les tubercules d'un

breux de MM. Quanjer, Oortwijn-Botjes, Lek, Allard, Artschwager, Carpenter, Cotton, Foëx, Murphy, Neuman, Orton, Pethybridge, Schultz, Wortley, etc.

Enroulement (*Potato leaf roll*, *Blatt rollkrankheit*, *Phlœmnecrose*). État pathologique caractérisé par l'enroulement en gouttière vers le haut de la base de la feuille, par la décoloration du sommet, par les taches jaunâtres puis brunâtres desséchées, par le défaut de migration de l'amidon qui amène un épaississement du limbe, de sorte que les folioles produisent un bruit sec quand on les froisse, par la nécrose pectique du liber (ce dernier caractère mentionné par Quanjer en 1913, confirmé par Artschwager en 1918, a été retrouvé par Foëx : *C. R. Acad. sc.*, t. CLXX, 1336 ; *Ann. Epiphy.*, VII, 283 ; *Soc. pathol. végét. France*, 1921, 25).

On verra dans les mémoires originaux (documents [récents : Ducomet, *Soc. path. végét. France*, 1922, 99 ; voir aussi Cotton, *idem*, 82 ; Quanjer, *idem*, 77 ; Salaman, *idem*, 79 ; Murphy, *idem*, 88, etc.) les caractères différentiels de la frisolée, de la mosaïque, du crinkle.

La frisolée diminue beaucoup moins le rendement en tubercules que l'enroulement (Foëx, *Soc. path. végét. France*, 1914, 92).

(1) C'est l'opinion notamment d'Allard (*Journ. of Agricult. Research*, III, 295, 1915). Ces dernières conceptions paraissent résulter soit d'inoculations du virus, par piqûre à l'aide d'aiguille ou d'Aphidiens, soit par le contact des racines ou de deux moitiés de tubercules (l'un sain, l'autre malade). Malgré cela, M. Ducomet, qui étudie d'une manière très approfondie cette question, disait récemment (juillet 1921) que la « démonstration rigoureuse » du caractère infectieux n'a pu « être apportée encore ».

(2) Noël Bernard, *Rev. gén. bot.*, XIV, 1902 ; *C. R. Acad. sc.*, t. CLXV, 1902 ; *Bull Soc. Linn. Normandie*, 5e série, VI, 1902 ; *Bull. Soc. acad. Agr., Belles-Lettres, Sc. et Arts Poitiers*, décembre 1909 ; *Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e série, XIV, 223, 235, 1911. — Magrou, *Ann. Sc. nat. Bot.*, 10e série, III, 1921.

Ophrys. Le mode de multiplication du *Solanum tuberosum* a entraîné la disparition complète des mycorhizes, puisque l'ensemencement se fait d'ordinaire sur un sol absolument indemne de Champignon. Or on sait que normalement les filaments en arbuscules existent dans les plus fines racines du *Solanum Maglia* du Chili, espèce sauvage d'où a dû dériver, selon toute vraisemblance, le *Solanum tuberosum* cultivé par les anciens Incas. Dans le *Maglia*, l'association symbiotique est stable et durable (1).

La constatation de l'absence de mycorhizes dans les types cultivés peut paraître étrange si ce sont elles qui sont la cause de la tubérisation. C'est l'opinion qui découle de l'expérience de M. Magrou, qui s'accorde d'ailleurs avec tout ce qu'a vu Noël Bernard pour les Orchidées, notamment pour le *Bletilla hyacinthina*, qui est un cas très net.

On pourra objecter, il est vrai, que le cas des Orchidées n'a rien à voir avec celui de la Pomme de terre, mais les expériences d'Émile Laurent et surtout de Noël Bernard sur la formation des tubercules aériens du *Solanum tuberosum* font disparaître cette difficulté : les mêmes facteurs physiques (concentration osmotique) interviennent dans tous ces cas.

Il est bon, à propos de l'intervention de conditions physico-chimiques sur la formation des tubercules de *Solanum tuberosum*, de rappeler que Vöchting (2) a signalé qu'on provoquait l'apparition précoce des renflements souterrains de la tige par la sécheresse du sol (ce qui augmente la concentration de la sève) et aussi par l'*abaissement de température*.

Ce résultat s'accorde tout à fait avec celui qu'a annoncé Livingston, en 1906. A la température de 6° on obtient le même effet sur une Algue (*Stigeoclonium*) que par une concentration osmotique plus grande, c'est-à-dire que le *Stigeoclonium* prend la *forme palmelloïde* (prédominance du cloisonnement transversal), tandis qu'à la température du laboratoire on voit apparaître, au contraire, l'*état filamen-*

(1) Mme Noël Bernard et Magrou, *Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e série, XIV, 252.
(2) Vöchting, Ueber die Keimung der Kartoffelknollen (*Bot. Zeit.*, LX, 1902).

teux (1). Raciborski était d'ailleurs arrivé antérieurement (1896), dans ses expériences sur la culture du *Basidiobolus* (2), à des résultats semblables. La concentration a une influence sur la forme. Le Champignon végète bien dans une solution à parties égales de peptone et de glucose à 1 p. 100 ; si on augmente la dose de glucose, les cellules se *raccourcissent* et tendent vers la forme *sphérique*. Il signale même, comme plus haut, un *état palmelloïde* quand on donne l'azote sous forme de sels ammoniacaux ou d'amine (chlorhydrate de méthylamine, éthylamine, propylamine) au lieu d'azote sous forme de peptone, d'acétamine, d'aspargine. Il mentionne également l'*état filamenteux* sous l'influence de gomme et d'alcool méthylique.

L'action de basses températures, d'après ce qui vient d'être dit, favorise la tubérisation. C'est là, d'ailleurs, un résultat qui s'accorde avec l'action du froid quand il s'agit des effets du *Bacterium tumæfaciens*, qui, d'après M. Erwin Smith, favorise la formation des tumeurs *crown-galls* (3).

Il était utile de rappeler tout ce qui précède avant d'aborder le sujet du présent travail.

La donnée précédemment énoncée que le froid favorise la tubérisation se trouve contrôlée par le résultat inverse établissant que la chaleur amène la dégénérescence, c'est-à-dire l'absence de tubercules. Cela se vérifie nettement en Algérie. La culture de la Pomme de terre est une opération délicate dans cette contrée. En partant de tubercules qui ont été envoyés de France ou même d'Angleterre et d'Écosse, de Hollande à grands frais, on ne peut pas songer à utiliser les tubercules qu'on obtient par une première culture dans

(1) Livingston (B. L.), Further notes on the physiology of polymorphism in green algae (*Bot. Gaz.*, XXXII, 1901).

(2) Raciborski, Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des *Basidiobolus ranarum* (*Flora*, Bd. LXXXII, 107, 1896).

(3) Erwin Smith [Mechanism of overgrowth in plants (*Proc. Amer. philos. Soc.*, LVI, 1917)] a étudié le mode d'action des substances chimiques définies, résultant de l'activité de cette Bactérie. Les substances capables de produire des excroissances rappelant, par quelques caractères, les tumeurs *crown-galls* sont les sels ammoniacaux, amines, aldéhydes, acide acétique, acide formique, etc. Toutes ces substances agissent par mécanisme physique en modifiant la pression osmotique. C'est évidemment de la même manière qu'agit l'abaissement de température qui détermine la tubérisation.

l'Afrique du Nord pour des ensemencements ultérieurs, car on irait à la ruine (1). La dégénérescence oblige à revenir rapidement à la semence des pays froids. Je vais d'ailleurs fournir une preuve précise de ceci, en rappelant une intéressante expérience faite en 1918.

A la fin de la guerre, en 1917, M. Germain (2) a préconisé l'emploi de tubercules algériens pour des cultures dérobées en France. Il pouvait y avoir intérêt, à cette époque, à cause des difficultés du ravitaillement, à essayer de faire une culture supplémentaire (ou dérobée) du *Solanum tuberosum*. M. Germain faisait remarquer que c'est d'avril à la fin mai que des semences (tubercules entiers) de variétés hâtives sont récoltées en Algérie, sans irrigation. Il pensait qu'on pourrait les planter en *juillet-août*, en France, immédiatement après la moisson. L'expérience fut faite au Muséum en 1918 : la plantation eut lieu le 23 juillet, la récolte le 18 novembre 1918 (3). La récolte a été assez médiocre [avec *Prime bretonne* 67 tubercules ont donné 9^{kg},680 soit 0^{kg},14447 au pied, le rendement à l'hectare était 7 223 kilogrammes; avec *Up to date* (fin de siècle), 20 tubercules ont donné 3^{kg},816, soit 0^{kg},1905 au pied et le rendement à l'hectare 9 525 kilogrammes (4)].

(1) Une remarque intéressante a été faite à la soutenance de thèse de M. Magrou par un examinateur, M. Gentil, qui a rapporté qu'un grand chef algérien, quand il veut fêter un hôte de marque, n'envisage rien de mieux que de lui offrir un plat de Pommes de terre, légume de luxe dont la culture est dispendieuse.

(2) Germain, *Echo d'Alger*, 1918, n° 2452, et aussi 18 juin.

(3) Costantin et Gérome, La Pomme de terre, culture dérobée (*Bull. Mus. Hist. nat.*, 1918, n° 7, 542). La culture a été faite sans engrais.

(4) En 1917, les poids de récolte de Pomme de terre d'origine française qui avaient été cultivés dans les parterres du Muséum (en suivant l'exemple de 1794) avaient été à l'hectare :

40 000	kilos à l'hectare.	Carré Decaisne (avec engrais).
18 750	— —	Carré Thouin (avec engrais).
22 857	— —	Carré Mirbel (avec engrais).
8 000	— —	Plantes annuelles (sans engrais).
9 375	— —	Pépinières (sans engrais).

Les résultats de cette expérience des Pommes de terre algériennes étaient donc médiocres et n'auraient pu satisfaire ceux qui auraient voulu en faire une opération commerciale. Nous conluions en ces termes : « Les résultats obtenus avec ces variétés précoces d'Algérie sont médiocres comme culture dérobée *marchande* ; on peut envisager cette tentative *en vue d'une culture d'amateur* qui désirerait avoir des Pommes de terre nouvelles à une époque où les Pommes de terre développées normalement abondent. »

Cette expérience met nettement en évidence la *dégénérescence produite par le climat algérien.*

67 tubercules de *Prime bretonne* ont été plantés.
11 n'ont rien produit (ont donc *dégénéré*).
56 ont permis de faire la récolte.

20 tubercules de *Up to date* ont été plantés.
12 n'ont rien produit (ont donc *dégénéré*).
8 seulement ont permis de faire la récolte.

Dégénérescence complète :

Prime bretonne	16,41 p. 100.
Up to date	60 —

Il est indispensable d'ajouter qu'il y a lieu, à côté des pieds qui n'ont rien donné du tout, de noter, sur ceux qui ont produit une proportion notable de petits tubercules inutilisables : c'est de la *dégénérescence partielle.*

Prime bretonne....	9^{kg},680 de tubercules marchands.
—	1^{kg},820 de tubercules inutilisables.
Up to date	3^{kg},810 de tubercules marchands.
—	0^{kg},450 de tubercules inutilisables.

Dégénérescence partielle :

Prime bretonne	18,8 p. 100.
Up to date	11,8 —

On doit tenir compte, dans l'insuccès de la tentative précédente, de ce fait que les tubercules envoyés d'Algérie étaient *incomplètement mûrs* (1) : ils ont bien commencé à pousser en tiges et feuilles, même en *stolons souterrains*, mais ils n'ont pas différencié de tubercules (parfois les ébauches de ces organes étaient gros comme un Pois).

Joigneaux, dans le *Livre de la Ferme* (2), dit qu'à plusieurs reprises on a conseillé aux jardiniers de demander deux

Il y a lieu de remarquer que, pour récolter des Pommes de terre le 18 novembre, il a fallu abriter en coffres et sous châssis. Si cette précaution n'avait pas été prise, les tiges auraient pu geler du 15 au 20 octobre, ce qui aurait avancé la récolte d'un mois (c'est là un outillage qui ne se prêterait pas au cas de la grande culture).

(1) Ils auraient dû être plantés normalement l'année suivante.

(2) I, p. 313.

récoltes à leurs Pommes de terre précoces. Mais la méthode qu'il indique est tout à fait différente de celle qui vient d'être exposée : on *bouture* la plante par un temps couvert ou humide. L'auteur remarque que les *pieds mûrs* qui fournissent les boutures s'en ressentent. Quant aux tubercules provenant du bouturage, ils ne sont pas robustes, et, « en procédant de la sorte, on *précipite la dégénérescence de la plante* ».

Évidemment, il y aurait deux autres séries d'expériences à faire, à la suite des essais précédents : conserver les tubercules dans les conditions normales pour leur maintien à l'état de santé et comparer les résultats des récoltes faites en France et en Algérie, en *saison normale.* Il y a tout lieu de penser qu'en Algérie les plantes sombreraient dans une dégénérescence profonde (1) ; quant à la culture en France, elle permettrait, semble-t-il, aux Pommes de terre de se remettre en meilleur état de santé (2).

A l'occasion de ces cultures dérobées, il y a lieu de comparer les essais qui viennent d'être rappelés avec ceux entrepris, en 1901-1902, par M. Schribaux (3) à la ferme expérimentale

(1) Berthault, La production des primeurs sur la côte algéroise (*Revue horticole*, 84e année, n° 18, p. 418, 1912). *Chaque année*, afin d'éviter la dégénérescence qui se produit vite dans les cultures forcées, le plant de Pomme de terre est importé de France, peu après sa récolte, et la plantation se fait en décembre. Consulter aussi Besson (Antoine), Culture de la Pomme de terre dans le Sahel d'Alger (*Bull. de la direct. de l'Agr., du Commerce et de la Colonisat. de la Régence de Tunis*, XXI, n° 90, 22, Tunis, 1917). Variétés souvent cultivées : Royale Kidney (hâtive ou allemande ou Belle de juillet), récoltée en Allemagne ou en France, cultivée dans des pays septentrionaux. Aux États-Unis également, à propos du *leafroll* et de la mosaïque, il est fait mention de *northern grown seed* qui est souvent employée [(*New-York Agr. Exp. Stat. Geneva*, 1921, XL, p. 25-26. — Stewart, *idem*, octobre 1921, n° 489], on recommande de se procurer de la semence dans le nord. D'ailleurs, il est connu *pour la plupart des plantes* que c'est un moyen efficace de renouveler toutes les semences (*Renseignement très intéressant* qui m'a été fourni oralement par M. Gérôme, qui est un praticien très expérimenté).

(2) Ducomet (*loc. cit.*, 1921, p. 265) dit : « L'influence défavorable des climats chauds et secs a été notée par de Jussieu en France, Hutchinson en Angleterre. C'est pour raison de climat trop chaud que la Pomme de terre dégénère rapidement en Algérie, en Égypte, en Turquie, en Argentine, en Uruguay. C'est pour remédier à cet état de choses que l'on a introduit périodiquement la Hainaut en Algérie, la Royale Kidney en Espagne, l'Institut de Beauvais en Turquie, l'Early rose dans l'Amérique du Sud. »

(3) Schribaux, La Pomme de terre de primeur (*Bull. Soc. nat. d'agriculture*, 1902) ; Sur la production des Pommes de terre de primeur à l'arrière-saison (*Journ. d'agricult. pratique*, 1903, 1er semestre, 342).

de l'Institut agronomique, aussi en Bretagne, dans la Haute-Marne, etc. Les variétés sur lesquelles ces études ont porté ont été *Magnum bonum* et *Hollande*. La plantation a été faite au *début d'août*, mais l'arrachage des jeunes tubercules n'a eu lieu qu'*au printemps*. Ce maintien des tubercules en terre pendant les grands froids de l'hiver expose ces organes à être gelés. Mais, si l'abaissement de température n'est pas trop intense et si la congélation n'a pas lieu, l'effet du froid ne peut être que bienfaisant, d'après ce qu'a constaté Vöchting (1), car il favorise la tubérisation.

M. Schribaux a remédié au danger de la gelée en Bretagne, où le climat marin est très doux, par « un simple *buttage* ». A Noisy-le-Roi (Seine-et-Oise), où se trouve la ferme expérimentale de l'Institut agronomique, le thermomètre est tombé à —10°, les Pommes de terre recouvertes d'une couche de terre de 20 centimètres n'ont pas été atteintes. Là où le thermomètre est tombé à —14°, une couche de paille a été nécessaire. Pour un froid de —17°, M. Schribaux conseille un fort buttage et une couche de fumier. Dans le nord et l'est de la France (où sévit le climat continental), la gelée est à redouter. Là où l'hiver est doux (Bretagne, sud-ouest, région méditerranéenne), la méthode peut réussir.

Un second point différencie les essais que nous avons pu faire, M. Gérôme et moi, de ceux de M. Schribaux. Nos Pommes de terre provenaient d'Algérie, où elles ont été récoltées d'*avril à mai*, tandis que, dans les expériences de M. Schribaux, les tubercules sont récoltés à l'*automne en France*. Ils sont conservés par lui soit à la lumière, soit *au froid* (par exemple dans une cave d'un brasseur, à 2° ou 4°). Ces tubercules ont des germes courts et épais, et ils sont plantés fin juillet ou au plus tard fin août. Ce dernier cas est arrivé parfois en Bretagne, et le résultat a été mauvais. La méthode algérienne est plus avantageuse, à certains égards, que la méthode de M. Schribaux (conservation par le froid) (2).

Il y a lieu de remarquer, quand on compare les rendements

(1) *Loc. cit.*

(2) Costantin et Gérôme, Remarques complémentaires sur la Pomme de terre en culture dérobée (*Bull. Muséum d'Hist. nat.*, 1919, n° 1, p. 1).

des essais de M. Schribaux avec ceux que nous avons obtenus, qu'ils sont analogues et même on serait tenté de dire les nôtres supérieurs aux premiers.

Production par touffe :

Magnum bonum (Schrib.)	200 à 300 gr.
Prime bretonne (Cost. et Gér.)	$\frac{9,680}{56} = 173$ —
Up to date (Cost. et Gér.)	$\frac{3,810}{8} = 476$ —

En réalité, *on ne tient pas compte ainsi de toutes les Pommes de terre dégénérées.* Avec cette correction, on a :

Prime bretonne	$\frac{9,680}{67} = 144^{gr},4.$
Up to date	$\frac{3,810}{20} = 190^{gr},5.$

Ces chiffres sont nettement inférieurs à ceux de M. Schribaux. Ils tendent cependant à prouver qu'en maintenant les Pommes de terre algériennes sous coffre et sous châssis, jusqu'au 18 novembre 1918, on a réalisé des conditions qui étaient favorables pour rétablir un peu la santé des semences, qui avaient été anémiées par un élevage dans un climat trop chaud.

Les faits mis en lumière par l'étude qui vient d'être mentionnée (et qui méritera, ainsi que je le disais plus haut, d'être complétée sur plusieurs points) nous renseignent déjà nettement sur l'influence défavorable d'un climat chaud et méditerranéen. Il est utile maintenant de connaître l'effet d'un climat tout à fait *tropical.*

MM. Capus et Bois (1) nous fournissent des renseignements précis sur ce point : « Toutes les plantes potagères n'acceptent pas le climat tropical. Il en est dont les produits sont *nuls* ou *insuffisants* dans les parties basses des régions équato-

(1) Capus et Bois, Les produits coloniaux, p. 105. — Ducomet, *loc. cit.*, p. 265. Il y a dégénérescence rapide « au Congo, au Gabon, aux Canaries, à la Guyane, aux Antilles ». Cultures sur les hautes terres équatoriales [Indes, plateaux élevés de Costa Rica, Équateur, Indes néerlandaises, Cuba : Jehangir Fardinji Dastur, Ajrekar et Shaw, Hutchinson et Joshi (1916) ; Lyman (1916) ; Subramaniam (1920) ; Arthur (1921) ; Jehle (1916) ; Westendijk (1916)].

riales, où la chaleur et l'humidité règnent d'une manière constante pendant toute l'année, *mais donnent des récoltes parfois excellentes* lorsqu'on les cultive à de *grandes altitudes*. C'est le cas de la Pomme de terre (1). »

Ainsi donc la Pomme de terre est une plante de pays froids, qui s'accommode surtout des altitudes élèvées, et il ne faut pas oublier qu'on la cultive depuis un temps immémorial sur les *hauts plateaux des Andes*, où l'on prépare les Pommes de terre gelées (Chuño) signalées par Castelnau (1843-1847) aux environs de Puño (2 389 m.) et Aréquipa (3 923 m.), par Weddel (1845-1846) à La Paz (3730 m.) (2).

Il peut sembler que je m'éloigne de mon sujet de la dégénérescence et de la question des mycorhizes dans les paragraphes qui viennent d'être exposés. Il n'en est rien. Si la plante qui m'occupe exige un climat rude et rigoureux, c'est une erreur culturale de vouloir la cultiver en dehors de son habitat normal. Soumise à des conditions climatériques qui ne lui conviennent pas, la plante risque de perdre son équilibre vital, et sa dégénérescence est un effet naturel des fautes de cultivateur.

II. — Le froid et les plantes vivaces.

Le travail de M. Magrou a élargi singulièrement le problème de la Pomme de terre, qui vient d'être uniquement

(1) Les auteurs précédents (Capus et Bois) citent, avec la Pomme de terre, l'Artichaut, l'Oignon (bulbes), le Fraisier. Ils ajoutent que l'Asperge, la Betterave, les Carottes, les Navets, les Salsifis, bien que prospérant *surtout aux grandes et aux moyennes altitudes*, « peuvent donner de bons résultats (en terre tropicale) dans les pays où la saison sèche et fraîche est assez longue pour leur permettre d'évoluer ». Il serait utile de savoir au bout de combien de temps ces plantes *dégénèrent* soumises à ce climat épuisant. Il y a cependant des plantes tuberculeuses adaptées aux chaleurs tropicales qui ont remplacé la Pomme de terre sous l'Équateur : *Colus rotundifolius* (Ousou-ni-fing) et *Coleus Dazo*. Voir, pour la culture des *Plectranthus*, *Rev. cult. coloniale*, VII, 1900, n° 57, p. 444. Voir aussi Chevalier et Perrot.

(2) Noël Bernard, L'origine de la Pomme de terre (*Bull. de la Soc. académiq. d'Agric. Belles-Lettres, Sc. et Arts de Poitiers*, décembre 1909). « Les témoignages concordants des premiers explorateurs du Nouveau Monde nous apprennent, de plus, qu'à l'époque de la découverte de l'Amérique la Pomme de terre était cultivée depuis un temps immémorial *dans les régions montagneuses* du Chili et du Pérou. » Le *Solanum Maglia* envoyé à Noël Bernard a été récolté à une très haute altitude, près de 4 000 mètres (Magrou).

envisagé dans ce qui précède; pour lui, avant tout, le *Solanum tuberosum* est une plante vivace, comme d'ailleurs l'*Orobus tuberosus* et le *Mercurialis perennis*. Dans ces trois plantes, appartenant à des familles très différentes et très éloignées l'une de l'autre, il y a un caractère commun qui est celui d'une symbiose durable et stable avec des Champignons. Au contraire les trois espèces correspondantes annuelles voisines, *Solanum nigrum*, *Orobus coccineus*, *Mercurialis annua*, ont le caractère commun d'avoir des Champignons phagocytés.

Donc, dans un cas, on constate une association permanente avec les mycorhizes ; dans l'autre, destruction des Champignons endophytes.

C'est Noël Bernard qui a, par une vue profonde, soupçonné ce résultat dont personne n'avait l'idée. Ce sera pour M. Magrou un titre scientifique très sérieux de l'avoir établi par une étude très soignée.

La question de la durée (1) de la vie des végétaux se trouve ainsi liée, on peut dire d'une manière inattendue, à celle de la présence ou de l'absence de symbiose. C'est là une remarque dont il faut absolument déduire toutes les conséquences.

Il s'agit, d'ailleurs, d'un problème qui a déjà fait l'objet d'investigations extrêmement nombreuses, et cela me conduit à me transporter dans un nouveau domaine.

Bonnier a attiré depuis longtemps l'attention sur les variations de la composition de la flore lorsqu'on gravit une montagne. Le tableau suivant indique comment varie la proportion des plantes annuelles et bisannuelles quand on s'élève jusqu'aux neiges éternelles :

200 à 1 188 mètres d'altitude	60	p. 100
600 à 1 800 — —	33	—
1 800 à la neige persistante	6	— (2).

(1) La dégénérescence peut être liée à la durée. Ducomet (*loc. cit.*, p. 255) dit : « On peut envisager cette détérioration à des points de vue différents : à ceux de la *durée* des individus, etc. » Il se demande s'il y a « une durée des plantes vivaces », si l'on peut parler pour elles « de sénilité naturelle ».

(2) Les expériences de Lœb ont montré l'influence de la température sur les variations de la durée de la vie des œufs d'Oursins fraîchement fécondés. En abaissant la température de 10°, on augmente mille fois environ la durée de la vie (Georges Bohn et Anna Drzewina, *La chimie et la vie*, p. 62).

Quand, au lieu de s'élever en altitude, on se déplace vers le pôle, on constate des variations analogues, mais le changement est plus complet, car, quand on arrive dans la région arctique polaire, il n'y a plus du tout de plantes annuelles et bisannuelles ; toutes les espèces sont vivaces.

Les expériences culturales de Bonnier ont complété ces données premières et en ont donné l'explication ; la Linaire alpine vit plusieurs années dans les Hautes-Alpes, et on peut compter jusqu'à huit couches annuelles de bois sur la section de son rhizome ; à chaque printemps, sur cet organe souterrain; de nouvelles pousses apparaissent. Dans les basses altitudes, la même espèce est annuelle. La même constatation peut être faite pour le *Poa annua*, qui, malgré son nom spécifique, peut être vivace sur le pic d'Ardiden, dans les Hautes-Pyrénées. L'*Arenaria serpyllifolia*, le *Ranunculus philonotis* présentent des variations de même ordre.

Grisebach a attiré l'attention sur des variations moins radicales, plus délicates peut-on dire :

Le *Gentiana campestris* est annuel dans la plaine, bisannuel dans la montagne.

Murbeck a fait un pas de plus dans cette voie, car il a établi que le type linnéen précédent pouvait se décomposer en deux petites espèces du type de celles de Jordan.

Gentiana campestris	*G. baltica* annuel (Angleterre, Prusse, nord de la Bavière, Bohême).
	G. suesica bisannuel (Suède exclusivement).

La seconde petite espèce, *suesica*, qui a une stabilité de même ordre que les types jordaniens, doit donc avoir pris naissance dans un pays plus septentrional, par conséquent à climat plus rigoureux.

Mêmes remarques pour le *Gentiana amarella*, qui se dédouble en *Gentiana uliginosa* (annuel) et *lingulata* (bisannuel). Selon Murbeck, ces petites espèces ont dû se séparer des *Gentiana campestris* et *amarella* depuis le période post-glacière.

Wettstein a élargi encore l'horizon que nous sommes en train d'explorer. Il a attiré l'attention sur un certain nombre de variétés tardives comme *Gypsophila serotina*, *Chlora sero-*

tina, etc. Pour certains auteurs, ce sont des variétés accidentelles, sans valeur ; pour d'autres, plus avisés, ce sont de véritables espèces. Wettstein a soumis cette question à un examen approfondi et, par des cultures répétées pendant plusieurs années à Prague, il a prouvé qu'il s'agit de formes parfaitement stables qui gardaient leur caractère soit précoce, soit tardif au cours de semis successifs. Des types de cette nature se rencontrent dans les genres *Euphrasia*, *Odontites*, *Gentiana*, *Chlora*, *Alectrophorus*, etc.

Ce savant a pu établir le tableau suivant :

ESPÈCES PRIMITIVES.	ESPÈCES PLUS RÉCENTES.	
	Esp. précoces.	Esp. tardives.
Euphrasia Rostkoviana.	*E. montana*	
	....	*E. Rostkoviana* Hayne.
Euphrasia brevipila.	*E. tenuis*	
	....	*E. brevipila* Burn. et Griml.
Gentiana præcox.	*G. præcox* K. et J. Kerner	
	....	*G. carpathica* Wettstein.

En même temps que se manifestent ces variations dans l'époque de floraison, on peut observer ce que Wettstein a appelé le dimorphisme saisonnier. Le port des petites espèces ainsi différenciées n'est pas le même : les Euphraises comme les Gentianes précoces ont une tige *peu ou pas ramifiée.* Les espèces tardives ont au contraire les *tiges ramifiées* (1).



Fig. A. — 1, Euphraise précoce à tige peu ramifiée ; 2, Euphraise tardive à tige très ramifiée (D'après Wettstein.)

(1) L'étude faite par M. Shear (*United States Departm. of Agricult. Bull.*, n° 444, Washington, 1916) de la dégénérescence de l'*Oxycoccos macrocarpus* se manifestant par une pseudo-floraison (*false blossom*), permet d'entrevoir les causes de cette ramification. Quand la plante est malade, le calice et la corolle s'élargissent et deviennent verdâtres, les étamines et le pistil avortent. La fleur est remplacée par un court rameau avec petites feuilles. *Les branches latérales* des plantes attaquées *se montrent en plus*

Cette constatation est très intéressante au point de vue qui nous occupe, car, dans cinq exemples cités par Fabre, Noël Bernard et M. Magrou : *Loroglossum*, *Orchis*, *Solanum*, *Orobus*, *Mercurialis*, quand la symbiose ne s'établit pas ou que les Champignons sont phagocytés, les tiges se ramifient tandis que les tiges restent simples quand les tubercules se forment ou quand les rhizomes apparaissent et que la symbiose devient stable.

Il y a là un parallélisme frappant qui montre que l'action des mycorhizes se produit dans le même sens que les variations de la durée de la vie sous l'influence du climat alpin (changements d'altitude ou de latitude).

Murbeck a d'ailleurs trouvé des exemples typiques analogues aux précédents, mais plus complets, où l'on observe un trimorphisme saisonnier :

ESPÈCES PRIMITIVES	ESPÈCES ANNUELLES	ESPÈCES BISANNUELLES	
		tardives.	précoces.
	G. baltica Murb.		
Gentiana campestris.		*G. Germaniæ* Froel.	
	....		*G. suesica* Murb.
	G. uliginosa Willd.		
Gentiana amarella.		*G. axillaris.*	
	....	....	*G lingulata.*

Ces résultats ont été étendus aux *Helleborus*, aux Safrans, aux Colchiques, aux Scilles.

III. — Hérédité des caractères acquis.

On voit nettement, par tous ces exemples, que les petites espèces jordaniennes naissent sous l'action du climat alpin ou de la variation de latitude. C'est le climat et surtout le froid qui est le facteur primordial présidant à l'apparition de l'hérédité des caractères acquis.

D'ailleurs, un certain nombre d'expériences entreprises par divers savants dans diverses directions conduisent à des

grand nombre : elles se développent au moyen de bourgeons axillaires d'habitude à l'état latent. Un aspect de *balai de sorcière* n'est qu'une exagération de cette tendance. La production de cette maladie est vraisemblablement liée aussi aux mycorhizes qui abondent dans les Éricacées (Rayner).

La question de la présence des mycorhizes et de leur action se trouverait ainsi rattachée au problème de la floraison.

résultats semblables. Une donnée importante nous est fournie par M. Cieslar (1). Il a remarqué que les *Larix* et les *Picea* se développent plus lentement dans les Hautes-Alpes et ne forment, dans ces conditions, que de très minces couches annuelles de bois. En comparant les germinations des graines de telles formes récoltées sur les Alpes et celles qu'on obtient dans les plaines, on voit s'accuser des différences dans la croissance lorsque ces plantules sont élevées dans les mêmes conditions. Les figures ci-jointes (empruntées à M. Cieslar), nous permettent de comparer la force de croissance de trois petites plantules de trois ans d'un *Picea* élevées à l'altitude de 200 mètres, les graines qui ont produit ces germinations ayant été récoltées dans les trois stations suivantes :

N° 1 : dans l'Achental, à 1 600 mètres d'altitude.
N° 2 : — — à 800 —
N° 3 : en Finlande.

Les dessins sont suffisamment éloquents pour permettre d'affirmer qu'il y a hérédité des caractères acquis.



Fig. B. — *Picea*. Trois jeunes plantes élevées à l'altitude de 200 mètres. 1, graine récoltée à 1 600 mètres d'altitude ; 2, graine récoltée à 800 mètres d'altitude ; 3 et 3, graine récoltée en Finlande, haute altitude (D'après Cieslar).

Bonnier a fait des constatations analogues mais poussées plus loin (2), car les recherches ont été continuées pendant *trente* ou *trente-cinq années* dans les hautes altitudes des Alpes et des Pyrénées.

Helianthemum vulgare Gærtn. Les plants issus de la plaine, maintenus pendant plus de trente ans à 2400 mètres d'alti-

(1) Lotzy, Vorlesungen über Deszendenztheorie, erster Teil, 174.

(2) Bonnier, Semis comparés à une haute altitude et dans la plaine (*Comptes rendus de l'Acad. sc.*, 15 décembre 1919, t. CLXIX, 1136) ; Sur les changements obtenus expérimentalement dans les formes végétales (*idem*, 7 juin 1920, t. CLXX, 1356).

tude, ont acquis tous les caractères de l'*Helianthemum grandiflorum* D.C., à savoir : feuilles poilues, surtout à la face inférieure ; pétales d'un jaune éclatant, de plus de 12 millimètres de longueur ; sépales ovales, de plus de 10 millimètres de longueur.

Polygala vulgaris L. est devenu *Polygala alpestris* Rchb., à tige souterraine relativement épaisse et très développée, feuilles moyennes recouvrant la base de l'inflorescence, laquelle est courte et à fleurs serrées ; grandes sépales à nervure médiane simple, à nervures secondaires peu ramifiées, ordinairement non réunies aux nervures latérales par un réseau ; fruits mûrs plus larges que les grands sépales persistants.

Silene nutans L., devenu *Silene spathulæfolia* Jord.

Silene inflata Sm., devenu *Silene alpina* Thomas. La ressemblance s'accusait déjà au bout de six ans, mais était beaucoup plus grande au bout de vingt ans.

Lotus corniculatus L., devenu *Lotus alpinus* Schleich.

Trifolium pratense, L. devenu *T. nivale* Sieb.

Anthyllis vulneraria L. a pris une partie des caractères de l'*Anthyllis alpestris* Rchb. (*Anthyllis Dillenii* Boreau ; *Anthyllis affinis* Brittinger), etc.

Que conclure de tous ces résultats? « On pourrait soutenir, dit Bonnier, qu'il n'y a là aucune transformation d'espèces, et que des auteurs tels que De Candolle, Reichenbach, Schleicher, Villars, Lamarck, Schmidt, Willdenow, etc., se sont tout simplement trompés en décrivant comme espèces de simples formes ou variations appartenant à une même espèce de premier ordre. »

« On peut dire aussi, en ce qui concerne les « petites espèces » comme on les désigne quelquefois, dont les descriptions sont dues à Jordan et à Boreau, que ces auteurs, qui ont maintes fois montré la persistance des caractères de ces espèces malgré les changements de milieu, se sont trompés en ce qui concerne les espèces citées. »

Bonnier fait remarquer qu'en tenant compte de ces résultats « le nombre des espèces, dites *véritables*, irait en diminuant » d'une manière énorme.

L'instabilité des espèces, qui entraîne la disparition de caractères *spécifiques* très solidement établis, ne laisse donc aucun doute sur la réalité de l'inconstance des variétés culturales. Il suffit qu'une variété soit cultivée dans un climat qui ne lui convient pas pour dégénérer (1). Ces remarques expliquent bien toutes les contradictions sur la persistance des variétés ou sur leur caractère éphémère. On lira avec un véritable intérêt la discussion sur cette question dans le mémoire de M. Ducomet (2). Il cite la Prune de Reine-Claude, qui remonte à Louis XII ; la Pomme de Calville blanc, qui date de 1640 (Boyceau) ; la Poire Beurré d'Angleterre, de 1628. H. de Vilmorin remarque que « le terme de trente ans fixé par le rapport d'une commission anglaise comme durée moyenne de l'existence d'une variété lui paraît beaucoup trop court ».

En somme, les variétés ne dégénèrent pas tant qu'on maintient, par une sélection attentive et une culture très soignée, autour de la plante les *conditions nécessaires* pour la différenciation de la variété. On a dit maintes fois que la multiplication (tubercules, boutures, etc.) nuisait à la longue à la plante. Maupas avait cru prouver expérimentalement que la génération asexuée épuisait peu à peu les organismes et qu'il fallait inévitablement retourner à la reproduction sexuée (Infusoires). Mais Miss Calkins a établi que, par un *régime alimentaire* approprié, on pouvait aller jusqu'à la 665e génération asexuée sans le moindre signe de faiblesse (3).

En somme, « la dégénérescence est partout, puisque la variation est générale ». Si la dégénérescence ne se produit pas, c'est parce que les variétés sont surveillées. Dès que l'attention du sélectionneur faiblit, les variétés s'effritent et dégénèrent. Pendant la guerre (1916-1919), la production de onze variétés de Pommes de terre récemment introduites à

(1) Pour la dégénérescence de la Pomme de terre, « il est certain que beaucoup de variétés se détériorent rapidement dans le Midi » (Ducomet, *loc. cit.*, p. 265).

(2) Pages 258 et suiv.

(3) Les anciennes expériences de Maupas amenaient à croire que l'espèce s'éteignait à la 230e, s'il n'y avait pas reproduction sexuée. Il est d'ailleurs à remarquer que très ordinairement, chez les plantes, la reproduction par graines est une source de *variation* (ce qui équivaut à dégénérescence au sens large).

Verrières a baissé de 90 p. 100. Y a-t-il lieu de distinguer la « dégénérescence vraie » de la « détérioration provoquée par des conditions défavorables de milieu » ? Au fond, dans le premier cas, on n'a pas découvert la cause d'altération ; tandis que, dans le second, on peut la connaître et y remédier.

Il est d'autres causes de dégénérescence souvent invoquées, ce sont les maladies parasitaires, notamment le *Phytophthora* pour la Pomme de terre. Certains agronomes ont prétendu que c'était à la sénilité de plante, qui se trouvait affaiblie par excès de multiplication agame, qu'il fallait attribuer le caractère grave de l'épidémie de cette plante.

En réalité, les deux conceptions peuvent se défendre : les expériences d'Orton, tout à fait remarquables, établissent qu'il y a des lignées résistantes à la maladie de la flétrissure pour le Cotonnier, et il décrit la méthode expérimentale qui permet de les découvrir. La résistance est un caractère héréditaire qui se transemet par graine, qui peut être considéré comme un déterminant, quand on fait jouer la loi de Mendel, grâce à laquelle on peut infuser à la descendance d'une lignée résistante des propriétés commerciales ou industrielles justifiant la culture en grand.

Ces propriétés héréditaires, ces déterminants qui, selon certaines théories, se manifestent dans les chromosomes peuvent cependant s'abolir en *changeant de climat.* La race « Conqueror » de Pastèque, qui résiste à la flétrissure (et qui a été obtenue par croisement entre le Pastèque et un Melon sauvage) donne satisfaction par sa résistance au *Fusarium niveum* dans la *Caroline du Sud* et le *Jowa* et *perd cette propriété* de lutter efficacement contre le parasite dans l'*Orégon* (1).

Il y a d'ailleurs bien souvent une raison pour que les plantes résistent moins, ce sont les variations de virulence qui se produisent dans les parasites eux-mêmes suivant les districts géographiques.

Des expériences tout à fait décisives établissant ce résultat ont été faites notamment par Klebahn sur le *Puccinia Smila-*

(1) Orton (W. A.), The development of disease resistant varieties of plantes (*IVe Confér. internat. de Génétiq.*, Paris, 1911, p. 247, 1913).

cearum-Digraphidis, qui donne sa forme Puccinie sur le *Phalaris arundinacea* et sa forme æcidienne sur le *Polygonatum multiflorum*, le *Convallaria majalis*, le *Majanthemum bifolium* et le *Paris quadrifolia.* Or, ayant récolté, en 1892, des æcidiopores sur le *Polygonatum*, Klebahn a pu les inoculer au *Phalaris*, puis est repassé, pendant plusieurs années, *uniquement* sur le *Polygonatum*. Il a vu une accommodation manifeste au *Polygonatum* se trahissant par le tableau suivant :

	ÆCIDIES SE DÉVELOPPANT SUR			
	Polygonatum.	*Convallaria.*	*Majanthemum.*	*Paris.*
1895	Richement.	Richement.	Richement.	Faiblement.
1897	idem	Modérément.	Faiblement.	Pas.
1898	idem	idem	Seulement des traces.	idem
1902	idem	Faiblement.	idem	idem
1903	idem	idem	Modérément.	idem

Or il n'y avait pas de *Paris* à 15 kilomètres de distance dans le district où les spores ont été prises au début, tandis que les *Convallaria* et les *Majanthemum* y existaient abondamment.

M. Rant (1), dans ses belles recherches expérimentales sur le *Corticium salmonicolor* (*javanicum*) (qui produit cette maladie désignée par les Javanais sous le nom de *djamœr œpas* = champignon vénéneux), a vu apparaître également des races géographiques de Champignons (2) confirmant les résultats précédents.

(1) Rant, Ueber die Djamœr œpas Krankheit und über das *Corticium javanicum* Zimmermann (*Bull. Jard. Bot. Buitenzorg*, 1912, IV, 150).

(2) Je crois utile d'ajouter à toutes les données qui viennent d'être exposées concernant l'hérédité acquise, tirées de l'étude des plantes dont les résultats paraissent décisifs, un certain nombre de documents concernant les animaux.

Cornevin, *Traité de zoologie générale*, p. 371 (expérience très intéressante. qui a duré vingt-trois ans, sur l'enlèvement des cornes de l'espèce bovine). — Wettstein (*Vortrag feierlich Sitz. k. Akad. Wiss. Wien*, et *Ann. biolog.*, t. VII, 422). — Kammerer (P.), Vererbung erzwungener Fortplanzungs anpassungen (*Arch. Entw. Mechanik*, XXV, 7-52) (Voir également *Ann. biolog.*, 1913, 358). — Hartog (Marcus), The transmission of acquired characters (*Contempor. Review*, 1908, septembre 307). — Semon (Richard), Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften (*Fortschrif. f. naturw. Forschung.*, II, 1-82) (Voir aussi *Arch. mikr. Anat.*, 1913, 82 ; *Ann. biol.*, 1913, 359). — Houssay (*Arch. Zool. exp.*, 1907). — Charrin, Delamarre et Moussu, *C. R. Acad. sc.*, t. CXXXIII, 135). — Charrin et Gley, *C. R. Soc. biol.*, 10e série, t. II, 757 ; *C. R. Acad. sc.*, t. CXXI, 664. — Vaillard, *Ann. Inst. Past.*, X, 65-86.

Lire aussi les objections qui ne paraissent pas admissibles faites par Wille à

IV. — Application à la Pomme de terre cultivée.

Il y a lieu maintenant d'appliquer les résultats qui viennent d'être exposés à la question des maladies de dégénérescence. Si ces maladies sont en relation avec un changement évolutif ou une altération des mycorhizes, on entrevoit dans quel sens il faudra opérer pour y porter remède.

Le parallélisme établi entre les réactions des mycorhizes et l'effet du climat alpin mérite d'être retenu :

Régions élevées : espèces vivaces : symbiose stable.

Régions basses : espèces annuelles : phagocytose des Champignons.

Est-on en droit d'appliquer ces données à la Pomme de terre, qui est une plante dépourvue de mycorhizes à l'état cultivé? Il me semble que oui. En voici les raisons.

Le *Solanum tuberosum* comme le *Solanum Maglia* sont des plantes de hautes altitudes tropicales et dans ces habitats élevés, à l'état sauvage, la symbiose existe et elle est stable.

Si nous comparons le *Solanum tuberosum* aux plantes vivaces, le climat montagnard a été le climat primitif et normal de l'espèce. C'était celui qui favorisait les mycorhizes et qui tendait à établir une association permanente avec les Champignons.

Donc, si nous cultivons la Pomme de terre dans un climat

SEMON, SCHÜBELER, etc. : WILLE, Ueber die Verändung der Pflanzen in nördlichen Breiten. Ein Antwort an Herrn Richard Semon (*Biolog. Centralbl.*, XXXIII, 245), et SEMON, Die Experimental Untersuchungen Schübelers (*Biolog. Centralbl.*, XXXIII, 639).

PICTET (ARNOLD), Quelques exemples de l'hérédité des caractères acquis (*Actes de la Soc. helv. des sc. nat.*, 93e réun., Bâle ; *Ann. biol.*, 1910, 320). — I. Des diapauses embryonnaires, larvaires et nymphales chez les Insectes Lépidoptères (*Bull. Soc. lépidop.*, Genève, 58 p., 1906). II. Diapauses hibernales chez les Lépidoptère (*Arch. Sc. phys. nat.*, XXIII, mars, 7 p.). — STOCKARD (CHARLES), Intoxic. des mâles et femelles de Cobayes par l'alcool (Voir l'analyse, *Ann. biol.*, 1913, 360). — SCHILLER (*Ann. biol.*, 1913, 361). — HENSLOW (B.), The Heredity of Acquired characters in plants (VII, 107 p. avec 24 pl., Londres, John Murrey, 1908) (Voir *Bot. centralbl.*, CI, 646, 1909). — LESAGE, *C. R. Acad. sc.*, 1921, 1922. — RICHET et CARDOT, *C. R. Acad. sc.*, 27 déc. 1920 — etc.

Nous ne devons pas omettre de mentionner que tout récemment l'opinion inverse de la non-hérédité a été soutenue par M. Cuénot (CUÉNOT, *La genèse des espèces animales*, Alcan, 1921, p. 326-343). Aucun de ses arguments n'est décisif.

froid et à une altitude ou latitude élevée, nous nous rapprochons des conditions climatériques de la patrie de la plante. Les observations et expériences de Vöchting, Noël Bernard, Livingston, Raciborski, Erwin Smith (1) nous apprennent que le froid agit comme les mycorhizes, ce qui est en accord avec les constatations sur plantes annuelles et vivaces (Wettstein, Bonnier, etc.). Nous ne devons donc pas nous étonner de voir, quand les mycorhizes ont disparu par l'action de la culture, le facteur froid se substituer à elles et maintenir ainsi un caractère d'hérédité acquise (la tubérisation), qui est né autrefois sous l'influence des Champignons (expérience de M. Magrou). Ces remarques enlèvent à la notion d'hérédité acquise son caractère mystérieux.

Mais, lorsque le froid fait défaut, l'hérédité acquise s'effondre et la plante dégénère. Le climat alpin déclenche les phénomènes osmotiques qui doivent amener la tubérisation. C'est là ce qu'il faut entendre par artifices de la culture : l'art du sélectionneur résulte en réalité de l'action climatérique (2).

Il y a un nombre considérable de faits déjà connus, à propos des maladies de la dégénérescence, qui établissent le rôle utile du climat froid pour les combattre ou les enrayer. « Anderson (1788), Chancey (1794) en France, Ryce en Angleterre (1796) avaient constaté que *les plants provenant de milieux froids*, *de districts élevés*, *de la montagne, étaient meilleurs*. A notre époque, Sutton en Angletterre (1906), Macoun au Canada (1918), ont insisté sur les bons effets des climats froids (3). » Pour la Suisse, selon M. Martinet, « aux hautes altitudes la Pomme de terre ne dégénère pas ; le climat alpin est essentiellement favorable au maintien de variétés telles que la très ancienne bleue des Vosges ».

M. Ducomet cite, il est vrai, quelques faits qui paraissent

(1) P. 271.

(2) Dans l'exemple cité plus haut de la maladie de *false blossom* de l'*Oxycoccos* (Shear), pour vaincre le mal, c'est-à-dire pour atténuer la dégénérescence, il faut fournir à la plante l'*optimum de conditions favorables à son développement*; c'est-à-dire les conditions qui maintiennent les caractères héréditaires acquis sous l'influence des mycorhizes, quand on cultive la plante dans des conditions où elle est exposée à les perdre.

(3) Ducomet, *loc. cit.*, 1921, 265.

en opposition avec la théorie précédente. C'est évidemment cela qui l'a troublé et l'a empêché de tirer des conclusions identiques à celles que j'expose. En 1815, Picot de Lapeyrouse a déjà parlé de dégénérescence dans la Haute-Garonne de plusieurs variétés qui lui étaient venues des Pyrénées. Tout récemment (1922), M. Ducomet cite un exemple où l'influence de l'altitude n'apparaît pas : « Des échantillons des Pyrénées-Orientales ont été reçus de la plaine, de 650 mètres, de 1300 mètres. Ces derniers n'ont pas été meilleurs. Des échantillons du Tarn (monts de Lacaune), de Saône-et-Loire (Autunois), des Alpes, n'ont pas apporté de renseignements précis (1). » On peut remarquer le caractère assez vague de ces dernières expressions. Il y aurait eu échec pour les Pyrénées, mais il ne suffit pas de tenir compte de l'altitude, il y a aussi à retenir la *latitude* : évidemment il faut tenir compte de ce fait que les Pyrénées sont des montagnes méridionales. Tout prouve, et j'y insisterai plus loin à plusieurs reprises, qu'une plante introduite malade ou déjà dégénérée sur la montagne ne s'y rétablit pas. Est-on absolument certain de n'avoir transporté sur les Pyrénées que des plantes saines (non atteintes déjà de dégénérescence) dans les cas précédents?

M. Quanjer est beaucoup plus explicite (2). Certaines régions de Hollande sont plus favorables que d'autres à la culture d'une semence saine. Généralement, les sols lourds, situés au voisinage de la mer, dans les provinces de Frise et de Hollande, donnent des meilleurs résultats que les sols sableux et tourbeux de l'est et du sud. Mais c'est surtout en Grande-Bretagne, au Canada, que la semence est d'autant meilleure que l'altitude et la latitude sont plus élevées. Un climat sec et chaud favorise la dégénérescence.

M. Cotton (3) a étudié de très près la distribution de l'enroulement et de la mosaïque en Grande-Bretagne. Elles existent sous formes graves en Angleterre, dans le Pays de Galles, en Écosse. Cependant, d'une manière générale, ces maladies sont plus répandues dans les régions relativement

(1) Ducomet, *Soc. path. végét. France*, 1922, 30.
(2) Quanjer, *Soc. path. végét. France*, 1922, 82.
(3) Cotton, *Soc. path. végét. France*, 1922, 82.

chaudes et sèches que dans les pays froids du nord ou des montagnes. Selon lui, cela s'explique par la rareté des Pucerons (transmetteurs de virus infectieux) dans les contrées à température peu élevée. Si l'on transporte de la semence malade en Écosse, elle ne guérira pas ; dans ce dernier pays, l'extension du mal est très faible, à la condition que la semence de début soit saine. Il cite les formes écossaises, notamment *Up to date*, qui ont été cultivées pendant vingt-cinq ans sans changement de semence dans ce pays.

M. Salaman dit (1) de même que, dans certaines localités d'Écosse, les variétés sont presque exemptes de ces maladies, ce qui explique la pratique commune qui consiste à importer de la semence de ces régions.

M. Cotton a décrit ces hautes terres d'Écosse qui sont si favorables à la Pomme de terre; ce sont des districts entourés de vastes forêts, marécages ou terrains non cultivés, lesquels sont sans doute dépourvus des animaux qui seraient, d'après la théorie admise par cet auteur, transmetteurs de l'enroulement et de toutes les maladies libériennes de la Pomme de terre; mais on voit, d'après tout ce qui vient d'être exposé, que l'influence climatérique doit surtout se faire sentir.

V. — Extension à d'autres plantes cultivées, surtout tropicales.

La théorie que je soutiens, dans l'exposé qu'on vient de lire, pour arriver à comprendre les phénomènes de la dégénérescence des plantes cultivées, diffère donc de celles qui ont été proposées jusqu'ici (2). Elle s'éloigne, en particulier, de celle

(1) *Soc. path. végét. France*, 1922, 77.

(2) L'intervention des mycorhizes dans les maladies des plantes, notamment dans le cas du Châtaignier, a déjà été envisagée. Je dois mentionner qu'à plusieurs reprises, surtout dans mon enseignement public au Muséum en exposant, en 1904 notamment, les maladies de la Canne à sucre, j'ai émis l'opinion que les mycorhizes pouvaient être incriminées dans le cas du sereh. Je reconnais d'ailleurs que je n'envisageais pas alors la manière de voir exposée dans le présent travail. M. Petri (*L'Alpe*, série II, 1re année, nº 12, p. 382 ; 2e année, nos 1, 3, 5, 7 et 8, Florence, 1914), à l'occasion du Châtaignier, a résumé, et classé plusieurs hypothèses invoquées pour expliquer des maladies où les mycorhizes interviennent. Dans une première opinion, les Champignons symbiotiques, d'ordinaire bienfaisants, se comportent tout à coup comme parasites, soit par suite

qui attribue un rôle prépondérant aux *Aphis* comme agents vecteurs des mosaïques et de toutes les maladies semblables.

Je ne dissimule cependant en aucune façon le caractère qui me paraît sérieux des études expérimentales de M. Brandès (1), qui a établi le passage de la mosaïque de la Canne à sucre au Maïs à l'aide de l'*Aphis maydis*. M. Ledebœr (2) à Java vient, tout récemment, de confirmer ces résultats, mais il incrimine l'*Aphis sacchari*, Insecte largement distribué sur les feuilles inférieures de la Canne, abondant surtout les années sèches, comme propageant le virus au Maïs, au Sorgho et aux Graminées sauvages.

Il n'est pas singulier d'évoquer la Canne à sucre, en même temps que la Pomme de terre, d'après le caractère de généralité de toutes ces maladies de dégénérescence, car on rencontre des mosaïques et des maladies semblables chez les Solanées, les Malvacées, les Cucurbitacées, Haricots, Betteraves, Canne à sucre, Maïs, Sorgho, Coton, Tabac, Pélargonias, etc. (3).

Les Pucerons, d'après M. Brandès et M. Ledebœr, piqueraient les plantes et transmettraient le virus, agent d'infection existant dans le suc des plantes, envisagé soit comme un virus filtrant, soit comme un ultra-microbe.

Cette conception oriente la lutte dans une voie très spéciale, celle de la destruction des Insectes et de l'élimination de toutes les plantes sur lesquelles ils peuvent s'installer (Bette-

d'affaiblissement général de la plante provenant de causes indéterminées, soit par un manque d'humus, soit par des conditions impropres à la nitrification. Dans une seconde manière de voir, les mycorhizes seraient attaquées par des parasites.

Dans des recherches plus récentes, M. Petri incrimine le *Blepharospora cambivora*, type d'une série de Péronosporées souterraines dont l'étude semble destinée à prendre de l'importance.

Petri, *Rendi conti. Acad. dei Lincei*, 5e série, XXVI, 297, 1917 ; *Annali del R. Instituti forestale nazionale*, III, 3-34, 8 fig., 1 pl., Florence, 1917. — Sherbakoff, *Phytophthora terrestria*, 1917.

Pethybride and Lafferty, *Phytophthora cryptogea*, 1919. — Peyronel, *Blepharospora terrestris*, 1920.

(1) *Journ. of Agricult. Research*, 1920.

(2) *Archief Java*, 1921 ; *Agr. News*, 1921, 366.

(3) Dickson, Studies ou Mosaic (*Phytopath.*, XI, 202, 1921). La mosaïque est connue dans trente genres et dix familles; maladies semblables à la mosaïque connue dans huit genres et cinq familles.

raves *Aphis rumicis*). Dans la conception de M. Cotton, comme je le disais plus haut, l'absence d'*Aphis* serait capitale pour l'Écosse. Selon MM. Schulz et Folsorn, le *Rhopalosiphon Dianthæ* (*Mizoides Persicæ* Sulzer) serait l'espèce qui véhiculerait, en Amérique, la mosaïque de la Pomme de terre, dans l'état du Maine.

L'action contagieuse des sucs des plantes m'amène à dire un mot des expériences de M. Mazé sur les extraits de plantes (1). Il s'est occupé d'une question qui est évidemment bien différente de celle qui a été examinée plus haut, la chlorose des plantes, et particulièrement de la chlorose toxique qui se traduit par le jaunissement des feuilles. Il y a cependant un point commun entre toutes les affections mentionnées, c'est la décoloration, car la feuille se tache de jaune. Quand c'est sous l'action du plomb qu'appraraît la chlorose toxique, l'exsudat et la macération des feuilles normales sont des remèdes contre la maladie. Une goutte du liquide d'exsudation récolté sur des feuilles de plantes saines fait reverdir le parenchyme décoloré. Le protoplasma renferme donc des sucs actifs qui assurent la résistance naturelle de la cellule vivante aux intoxications et aux maladies.

Les agents atmosphériques agissent sur les scérétions des substances élaborées par la plante, le beau temps l'exalte, les jours sombres réduisent son activité jusqu'à faire disparaître les substances préventives du suc cellulaire. Le rôle de ces sécrétions internes s'étend à la protection contre les maladies cryptogamiques, et il peut probablement expliquer divers phénomènes observés dans les cas de mosaïque.

L'action de ces subtances vénéneuses qui vient d'être envisagée m'amène à dire un mot d'expériences intéressantes de M. Floyd (2) sur la gommose provoquée par des substances chimiques. En badigeonnant la surface de l'écorce d'Agrumes ou en déposant des matières toxiques dans des trous percés dans le tronc, il a constaté la formation de gomme. Ces phénomènes, qui sont dus à l'action de matières toxiques, méritent d'être mentionnés à l'occasion des maladies de la

(1) Mazé, *C. R. Soc. biol.*, LXXII, 1539, 1914 ; LXXIX, 1059, 1916.
(2) Floyd, *University of Florida. Agric. exp. Stat.*, 1914.

dégénérescence parce qu'elles s'accompagnent de gommose des vaisseaux du bois, de pectinisation des tubes criblés engendrant la nécrose libérienne. Ces particularités, déjà indiquées à propos de l'enroulement de la Pomme de terre, m'amènent à m'arrêter sur quelques maladies tropicales qui présentent des analogies singulières avec celles qui ont été signalées dans ce travail. Je me bornerai à en citer trois, laissant soupçonner qu'il y en a beaucoup d'autres du même type.

Sereh de la Canne à sucre. — Cette maladie a été l'objet d'un nombre considérable de recherches depuis 1883, qui ont été faites par des savants distingués, dont quelques-uns étaient des hommes éminents, et, malgré cela, on ne sait rien sur cette maladie. Clautriau (en 1899) écrivait : « La cause de cette maladie n'est pas encore actuellement connue, malgré les études et les recherches nombreuses dont elle a été l'objet. Il semble qu'on ait affaire à une affection parasitaire, mais le microorganisme n'a pas été isolé. » Ceci est encore vrai aujourd'hui. On a invoqué des Bactéries, des Chamigpnons des Nématodes, etc.; Wakker, Went, Treub, Soltwedel, Kruger, Janse, Valeton, etc., ont formulé des hypothèses diverses. Tout récemment M. Wilbrink (1) a étudié une maladie produite par une Bactérie qui amène le rougissement des cordons vasculaires, mais sans produire de gomme (comme le fait le *Pseudomonas vasculorum*) ; il s'est élevé d'ailleurs contre l'opinion de MM. Van der Volk et Volzogen Kuhr, qui regardent cet agent comme la cause du sereh. La maladie précédente, étudiée par M. Wilbrink, qui porte improprement le nom de gommose (sans gomme) ou *Gomziekte*, est donc une affection distincte de la grande maladie de Java, qui a mis les planteurs de Canne en si grand émoi en 1884 et qui continue à les préoccuper gravement.

Ce sereh doit son nom à l'aspect que prend la plante, dans les cas graves, quand la dégénérescence est maximum. La tige est courte; elle a des bourgeons nombreux en bas (tendance à la *ramification* des tiges, comme dans la Mercuriale annuelle) ; ses feuilles retombent dans toutes les directions en jet de

(1) *Medeed. Præfst. Java Suikerindustrie*, 1920.

fontaine. Il y a trois autres aspects qui correspondent à des atteintes moins profondes de la maladie. Dans les cas les moins graves, seuls les vaisseaux sont rouges et remplis de gomme (1).

Il y a longtemps déjà, Racibourski a décrit une autre maladie de la Canne caractérisée par la nécrose du liber, mais les recherches récentes de M. Van Harreveld (2) établissent une similitude manifeste entre le sereh et la nécrose des tubes criblés, notamment par les moyens de les combattre.

C'est Soltwedel qui, le premier, a découvert que, pour arrêter l'extension du sereh, il n'y avait qu'un moyen efficace la culture en montagne et la récolte de Canne moitié mûre, à six ou huit mois, à ces altitudes élevées. Comme le montre M. Van Harreveld, la montagne ne remet pas les plantes malades, c'est-à-dire qu'on constate ici, comme pour l'enroulement, qu'il peut y avoir du sereh aux hautes altitudes, mais à condition de l'y avoir introduit; dans ces conditions des boutures provenant des montagnes peuvent produire, des plantes malades. Mais, si l'on a soin de procéder à une sélection très attentive, si l'on élimine tous les individus dégénérés qui ont été remarqués dans la plaine, on peut n'avoir sur la montagne que des individus sains qui gardent indéfiniment ce bon état de santé.

On sait, par une enquête récente à laquelle vient de se livrer M. Lyon (3), que les altitudes auxquelles on a été amené à s'élever ont été de plus en plus hautes. M. Van Harreveld parlait, en 1917 et 1918, de 750 à 900 mètres; mais, d'après les documents nouveaux, de 1920 et 1921, on doit monter jusqu'à 1 500 et 1 800 mètres. Les Cannes coupées au bout de six à huit mois sont plantées ensuite dans de nouvelles pépinières à 600 ou 750 mètres; puis une troisième culture est faite à 300 mètres, et c'est seulement après qu'on transporte dans la plaine. La plante ainsi assainie peut être conservée pendant cinq à six ans avant qu'on ne soit obligé de revenir à la montagne. Parfois, si l'on procède à une sélection

(1) Selon M. Fellinga, *Archief voor de Suikerindustrie in Nederlandsch-Indie*, XXIIIe année, 3e fasc., p. 71, 1915.

(2) Van Harreveld, *Archief voor de Suikerindustrie in Nederlandsch-Indie*, 1917, 557 ; 1918, 333.

(3) *Agricult. News*, 1922, 79.

extrêmement attentive, on peut maintenir la plante presque indéfiniment en état de santé, mais le plus souvent il faut recommencer le cycle indiqué plus haut.

Évidemment les mycorhizes de la Canne, qui sont bien connues (*Pythium* de Treub), doivent être fréquemment éliminées par le procédé de bouturage usité dans la culture de cette plante tropicale qui consiste à prélever des fragments de tige sur la partie supérieure des Cannes, sans Champignons par conséquent. Il se passe là quelque chose d'analogue à ce qui a été décrit pour la Pomme de terre ; la Canne perd son mode de végétation symbiotique, et il n'y a pas lieu de s'étonner de sa dégénérescence : elle se ramifie, elle produit ces individus nains en jet de fontaine qui lui ont fait donner son nom javanais (ressemblance à l'*Andropogon Schœnanthus*) ; elle présente des vaisseaux rouges remplis de gomme ; dans d'autres types, une forme différente apparaît, caractérisée par la nécrose du liber (pectinisation).

Si l'explication qui a été envisagée pour la Pomme de terre s'applique ici, on comprend pourquoi le traitement montagnard est efficace, l'altitude agissant sur les plantes dans le même sens que les mycorhizes.

Il y a encore beaucoup de contrées sans sereh : Cuba, Hawaï, l'Argentine (Tucuman), Barbade, Maurice. Or, dès que les variétés indemnes de ces pays sont introduites à Java, toutes indistinctement prennent le sereh, ce qui semble indiquer que des conditions climatériques spéciales à Java et à l'archipel de la Sonde interviennent.

D'ailleurs, s'il n'y a pas de sereh en Amérique, on y trouve des affections physiologiques qui en tiennent lieu (*matizado* de Porto-Rico, mosaïque, *yellow stripe disease*, etc.), qui sont peut-être en relation avec des conditions semblables. Il y aura lieu d'envisager un traitement analogue, et ce sera un résultat important si son efficacité est établie.

On retrouve donc, pour la Canne comme pour la Pomme de terre, une multiplicité troublante de symptômes pathologiques que la tendance actuelle prédominante est d'interpréter comme autant d'affections distinctes, auxquelles on donne des noms dissemblables, pour bien les différencier. Peut-

être ne faut-il pas trop s'illusionner sur la valeur de pareils critères. Les grands et beaux travaux qui ont illustré Pasteur et son école ont établi souvent, d'une manière péremptoire, la variété des symptômes d'une maladie dont la cause était rigoureusement connue.

Nécrose libérienne du Caféier de Surinam. — Une autre maladie du Caféier de Libéria, qui vient d'être étudiée par M. Gérold Stahel (1) à Surinam, dans la Guyane hollandaise, mérite d'être également citée, d'autant plus qu'elle a été rapprochée par ce phytopathologiste d'une part du *leaf roll* (enroulement de la Pomme de terre) et d'autre part du sereh de la Canne à sucre dont il vient d'être question.

C'est seulement depuis 1917 qu'elle est signalée. Elle n'attaque que les arbres ayant plus de quatre ans. Les symptômes externes sont assez frappants. La maladie peut présenter une forme aiguë et une forme chronique. Dans le premier cas, les feuilles se fanent tout à coup et, en peu de semaines, l'arbre meurt sans que les feuilles soient tombées. Dans la forme chronique, l'arbre faiblit graduellement et les feuilles tombent.

Au point de vue anatomique, on constate que les tubes criblés sont altérés, que l'écorce et le bois restent solidement unis (au lieu de se disjoindre aisément comme dans le cas normal) et que l'amidon se dissout dans le parenchyme ligneux. Évidemment il s'agit encore d'une maladie de cause assez mystérieuse. L'auteur émet l'idée que, quand l'arbre se fane, le Champignon amenant la pourriture des plus fines *racines* peut avoir un rôle. Ceci ouvre une voie aux recherches futures.

Frisure des Tabacs. — Enfin je terminerai cette revision sommaire de toutes ces questions en mentionnant la Frisure des Tabacs (2), qui fit son apparition au Cameroun, à Nyombé, en 1916-1917, caractérisée par les feuilles frisées de la tête et par des boursouflures de ces organes.

C'est encore une dégénérescence. Évidemment on peut

(1) Gerold Stahel, *Bull. nº 40, Départ. agricult. Surinam*, mars 1920; *Agr. News*, 1921, 126.

(2) Thillard, La culture du Tabac de Sumatra au Cameroun (*Agron. colonial*, 6e année, mai 1921, nº 41, p. 192).

objecter que le Tabac, envisagé comme une espèce annuelle, devrait être tenu en dehors de la théorie actuelle. Cependant les faits constatés par M. Thillard sont très curieux et méritent d'être mentionnés. Cet auteur s'exprime ainsi qu'il suit :

« 1° Les semences récoltées sur la terre de Nyombé-Penja (99 mètres d'altitude), bien qu'issues de porte-graines de toute beauté, dégénéraient à tel point que nous n'obtenions que des plants rachitiques, montant vite, fleurissant tôt, et, dès la première génération, notre production était nulle ;

« 2° Au contraire, des semences recueillies sur des fruits *venant en altitude* (Nkongomba, 850 mètres) (1) et rapportées sur nos terres de Nyombé, après plusieurs générations, permettaient une récolte normale. »

Ces constatations sont tellement dans le cadre de l'étude qui vient d'être exposée qu'il était impossible de les omettre.

Comme conclusion générale, je mentionnerai, d'après M. Van Harreveld, l'intérêt très grand qu'il peut y avoir pour les cultivateurs des pays chauds et aussi des pays froids à s'associer ensemble de façon à fonder des coopératives en vue de la culture en montagne.

En résumé, la théorie qui se trouve formulée dans le présent travail envisage que la suppression des mycorhizes a jeté un grand trouble dans la vie de la plante cultivée. Habituée à former à l'état sauvage une association stable avec les Champignons dans sa patrie d'autrefois, elle ne se tire du mauvais pas où la met la culture, qui la prive de ses associés, que par des transports fréquents en montagne, parce que l'action du froid est parallèle à celle des hôtes fongiques radiculaires normalement nécessaires.

(1) Bonnier a établi, pour les plantes d'Europe, que l'altitude tend à augmenter la durée de la vie.

RECHERCHES SUR LA FLORE PLIOCÈNE DE LA VALLÉE DU RHONE

Par Georges DEPAPE

ERRATA

Page 75, ligne 29, au lieu de : terrain tertiaire et moyen, lire : terrain tertiaire supérieur et moyen.

— 76, — 47, — : 1 306 p. 2, cartes, lire : 1 306 p., 2 cartes.

— 79, — 4, — : *Actad. L. K.*, lire : *Acta d. L. K.*

— 79, dernière ligne, — : *K. Adak.*, lire : *K. Akad.*

— 91, ligne 23, — : Webber, lire : Weber.

— 93, — 10, — : *Viburnu massimile*, lire : *Viburnum assimile.*

— 96, — 3, — : *B. lanceolat*, lire : *B. lanceolata.*

— 96, — 3 et 4, — : *Zanthoxylon*, lire : *Zanthoxylum.*

— 116, notes 12 et 14, — : *Gingko*, lire : *Ginkgo.*

— 129, ligne 10, supprimer : (Cf.).

— 132, — 3, au lieu de : *Populus canescens*, *Sm.*, lire : *Populus canescens* Sm.

— 134, — 20, — : seuls, lire : seules.

— 155, note 4, — : p. 147, lire : p. 238.

— 161, lignes 17 et 35, après *Pterocarya fraxinifolia*, au lieu de : sp., lire : Sp.

— 165, lignes 2 et 6,
— 166, lignes 2 et 19, } après *Zelkova crenata*, au lieu de : sp., lire : Sp.

— 171, ligne 6, au lieu de : 10-12 f ; 25, lire : 10-12 ; f. 25.

— 173, — 4, — : 200, lire : 100.

— 180, — 14, — : *Paulownia europæ*, lire : *Paulownia europæa.*

— 181, fig. 30, — : *Buettne-aspera*, lire : *Buettneria aspera.*

— 183, lignes 13, 14 et 17 — : *Zanthoxylon*, lire : *Zanthoxylum.*

— 189, ligne 6, après *Acer pyrenaicum*, ajouter : (2).

— 215, — 14, après *Platanus aceroides*, au lieu de : Ung., lire : Goepp.

— 223, — 40, au lieu de : Afr., sept., lire : Afr. sept.

— 237, dernière ligne, au lieu de : Hurveaune, lire : Huveaune.

— 241, ligne 29, et p. 256, ligne 6, au lieu de : Belgentier, lire : Belgencier.

— 242, ligne 2, au lieu de : *Orodaphne*, lire : *Oreodaphne.*

— 254, — 24, — : 1,5, lire : 1-5 ; au lieu de Web. et Berth., lire : Poir.

— 258, — 41, — : *Malus arcerba*, lire : *Malus acerba.*

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5066-22. — CORBEIL. Imprimerie CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

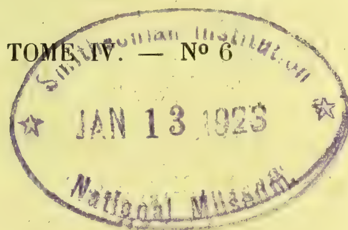
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME IV. — N° 6



PARIS
MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1922

Ce fascicule a été publié en décembre 1922.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 1 volume gr. in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. E.-L. Bouvier.

L'abonnement est fait pour 1 volume grand in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

France : 40 francs. — Union postale : 40 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),		30 vol.	*(Épuisée.)*
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie,	20 vol.	(*Rare.*)
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie,	20 vol.	450 fr.
(Les années 1844 et 1853 sont épuisées.)			
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
	(Les années 1854 et 1863 sont épuisées.)		
Cinquième Série (1864-1874).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
Sixième Série (1875-1884).	Chaque partie,	20 vol.	275 fr.
Septième Série (1885-1894).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Huitième Série (1895-1904).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Neuvième Série (1905-1915).	Chaque partie,	20 vol.	350 fr.
Dixième Série (1916-1920).	Zoo. Tomes I-II, III-IV à		40 fr.
—	Bot. Tomes II-I, III et IV à		40 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879-1891).

22 volumes............................... 440 fr.

Cette publication a éte remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements... 50 fr. — Étranger.............. 60 fr.

Le Fascicule: 15 fr.

RECHERCHES SUR LE ROLE PHYSIOLOGIQUE DES ANTHOCYANES

Par ST. JONESCO

INTRODUCTION

Les divers pigments des plantes colorées en rouge, bleu ou violet, ont attiré, depuis longtemps, l'attention des botanistes et des physiologistes. On a donné à tous ces pigments le nom général d'*anthocyanes*. Jusqu'à présent, divers auteurs ont fait beaucoup d'observations et de recherches sur ce groupe de corps. On a plus ou moins approfondi le mode de formation de ces pigments, les différentes conditions qui favorisent leur apparition, leur constitution chimique ; on a même essayé d'élucider leur rôle dans la vie des plantes.

Les hypothèses et les théories qui ont été émises tout d'abord sur le rôle physiologique des anthocyanes sont fondées, en général, sur de simples déductions des observations faites dans la nature, sans qu'on ait abordé une étude expérimentale détaillée de cette question. Par le fait que ces opinions datent du temps où la nature chimique de ces pigments n'était pas connue, elles ne correspondent pas, dans la majorité des cas, à la réalité, de sorte que le rôle physiologique des anthocyanes reste encore obscur.

Les connaissances acquises récemment dans la composition et les propriétés chimiques de ces corps permettent d'envisager leur rôle physiologique à un point de vue nouveau. Les anthocyanes, étant des corps bien définis au point de vue chimique, on peut maintenant les étudier d'une manière plus précise et déterminer ce qu'elles deviennent,

quelles modifications chimiques elles éprouvent pendant leur transformation et, par suite, le rôle qu'elles peuvent jouer dans les phénomènes généraux de la vie intime des plantes.

Les anthocyanes, par leur constitution chimique, font partie de la classe des glucosides qui sont largement distribués chez les végétaux, et dont le rôle physiologique est plus ou moins connu. Il s'agit donc de voir si les anthocyanes, au point de vue de leur rôle, rentrent dans la catégorie des substances utilisées ultérieurement dans la nutrition des végétaux ou dans celle des produits inutilisables.

Le but de ce travail est de chercher à élucider cette question, sur laquelle les opinions antérieurement émises sont assez contradictoires.

Ces recherches ont été faites au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne et au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, dirigés par M. Gaston Bonnier, Membre de l'Institut, auquel je suis redevable du plus aimable accueil.

Je suis donc heureux d'adresser à M. Bonnier l'expression de ma vive reconnaissance pour les précieux conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer pendant l'exécution de mon travail.

Je remercie également M. Dufour, Directeur-adjoint du Laboratoire de Fontainebleau, pour l'amabilité qu'il a montrée à mon égard au Laboratoire et particulièrement pour l'aide qu'il m'a apportée dans la rédaction de ce mémoire. Je lui adresse ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

Je prie M. R. Combes de recevoir tous mes remercîments pour les renseignements qu'il m'a donnés relativement au sujet que j'ai étudié.

J'adresse à MM. Vladesco, professeur de Botanique et Recteur de l'Université de Bucarest, l'expression de ma profonde gratitude pour l'intérêt qu'il a bien voulu me témoigner en facilitant l'exécution de ce travail.

Enfin, je ne puis terminer cette introduction sans adresser à mon professeur M. E.-C. Teodoresco le témoignage de ma vive et respectueuse sympathie ; c'est lui qui m'a toujours encouragé dans ma carrière scientifique et qui a dirigé mes études vers la Physiologie végétale.

I

HISTORIQUE

Nous n'entrerons pas dans un historique détaillé des travaux relatifs à l'anthocyane, parce que le travail complet de miss Wheldale (**53**) et le résumé donné par J. Beauverie (**2**) nous dispensent de le faire. Pourtant nous rappellerons très succinctement les opinions les plus importantes émises sur la distribution, la formation, la nature chimique et le rôle des pigments anthocyaniques, en ajoutant aux données antérieures celles indiquées dans les travaux les plus récents.

1. — Répartition des anthocyanes.

Les diverses colorations rouges, bleues, violettes et leurs nombreuses nuances, largement répandues chez les végétaux, sont dues à un pigment, ou mieux à une classe de pigments, désignés dès l'année 1835, par Marquart, sous le nom d'*anthocyanes*. Ces composés se trouvent distribués dans tous les organes : tiges, feuilles, fleurs, fruits de nombreuses plantes supérieures de nos climats, et même dans les racines de certaines espèces. Ces corps sont beaucoup plus abondants chez les espèces tropicales, où leur formation semble être favorisée par les conditions spéciales de la lumière intense et du climat de ces pays.

Les anthocyanes sont localisées habituellement dans les tissus superficiels des plantes, dans l'épiderme et dans les assises sous-épidermiques, quelquefois dans le mésophylle.

La présence des anthocyanes a été aussi mise en évidence chez des plantes inférieures : les Mousses et les Marchantiacées. Mlle Herzfelder (**15**) a montré que les colorations rouge vif des feuilles des diverses espèces de Mousses sont dues à des pigments anthocyaniques. L'auteur explique l'apparition des pigments, qui sont localisés dans l'épiderme des organes, par l'augmentation d'intensité du phénomène

d'assimilation qui correspond en même temps à un arrêt de croissance de ces plantes.

Les pigments anthocyaniques se trouvent en général à l'état liquide, dissous dans le suc cellulaire des tissus; mais les recherches de Molisch (32) les ont mis en évidence même à l'état solide : amorphe ou cristallisé. Cet auteur a constaté que l'anthocyane peut se déposer dans les cellules sous forme de granules chez les fleurs du *Pelargonium zonale*, de l'*Antirrhinum majus*, de certaines espèces de *Rosa*, etc., à l'état cristallisé ; le pigment se trouve sous forme d'aiguilles, de prismes, d'étoiles, dans l'épiderme ou dans le mésophylle des feuilles du Chou rouge, ou sous forme de pyramides à quatre faces, combinées avec des prismes, dans les cellules épidermiques de la face inférieure des pétales du *Begonia maculata*. Le même auteur a constaté la présence de cristaux anthocyaniques dans beaucoup d'autres espèces : dans les raisins, les pétales d'*Anagallis arvensis*, d'*Aquilegia atrata*, de *Medicago sativa*, de *Dianthus Caryophyllus*, etc...

2. — Propriétés chimiques des anthocyanes.

Les anthocyanes sont des corps solubles dans l'eau, dans des acides dilués ou dans l'alcool ; elles sont insolubles dans l'éther, la benzine, l'éther de pétrole, etc. Colorées en rouge dans un milieu acide, les anthocyanes deviennent violettes dans un milieu neutre et bleues dans un milieu alcalin. C'est sur cette propriété que s'appuient la plupart des auteurs pour expliquer les diverses colorations des plantes. Ces corps peuvent être retirés très facilement des organes qui les contiennent, en traitant ceux-ci soit par l'alcool, soit par des acides dilués. D'autre part, les anthocyanes sont précipitées facilement par l'acétate de plomb.

Weigert (52) a distingué deux groupes d'anthocyanes en s'appuyant sur la propriété de précipitation de ces corps par les sels de plomb.

a. *Groupe des anthocyanes d'un rouge-vineux.* — L'auteur range dans ce groupe les anthocyanes de *Vitis*, *Ampelopsis*, *Rhus typhina*, *Cornus sanguinea*, et tous les pigments rouges qui

fournissent avec l'acétate basique de plomb un précipité bleu gris ou vert bleuâtre, et qui donnent la réaction d'Erdmann. Ces corps deviennent d'un rouge pâle si on les traite par des acides concentrés à froid et prennent avec les alcalis une coloration verte.

b. *Groupe des anthocyanes rouge-Betterave.* — Weigert fait rentrer dans ce groupe les anthocyanes de la Betterave rouge, d'*Amarantus*, d'*Atriplex hortensis*, de *Phytolacca* et toutes les anthocyanes qui fournissent avec l'acétate basique de plomb un précipité rouge et qui ne donnent pas la réaction d'Erdmann ; cette catégorie présente, en outre, les caractères suivants : coloration violet foncé après traitement par l'ammoniaque et par l'acide chlorhydrique concentré et coloration jaune avec la soude ou la potasse.

Entre ces deux groupes, Molisch (**33**) en distingue un troisième correspondant au rouge des fleurs du *Dianthus Caryophyllus,* lequel n'est pas soluble dans l'alcool. Si on traite ce pigment par l'ammoniaque ou par la potasse, il change très peu de couleur, ne passant ni au bleu ni au vert. Il reste d'un rouge se rapprochant de celui de la Betterave, mais il en diffère parce que, traité par l'acétate basique de plomb, il donne un précipité vert.

On avait été amené, d'après certaines réactions communes présentées par les anthocyanes, à soutenir que les diverses variétés des pigments rouges, violets et bleus, constituent un seul corps. Étant donné, comme on vient de le dire, qu'à côté de propriétés communes il y a des séries de réactions différentes, Overton et Molisch admettent que le terme *anthocyane* désigne un groupe de composés vraisemblablement voisins. Molisch (**33**) s'exprime de la façon suivante : *La notion d'anthocyane ne représente pas un seul individu chimique, mais elle doit être considérée comme s'appliquant à un groupe de plusieurs combinaisons différentes probablement apparentées entre elles.*

Grafe (**13**) a pu isoler, dans les pétales d'*Althæa rosea*, deux corps colorés rouges : l'un cristallisé et soluble dans l'alcool absolu, l'autre amorphe, soluble dans l'eau. Enfin Willstätter et ses élèves ont démontré que les pigments

anthocyaniques ont en général la même formule chimique, mais qu'ils diffèrent entre eux par le nombre et la position des groupes hydroxyles qui entrent dans leur molécule.

Nos propres expériences ont montré que, dans l'ensemble des pigments rouges, bleus ou violets, qu'on appelle « anthocyane », il y a, en même temps, plusieurs corps qui ont des propriétés chimiques différentes, mais qui appartiennent à la même classe de substances. Par conséquent, le mot « anthocyane » doit être compris comme un terme collectif qui s'applique à une classe de corps bien définis.

3. — Nature chimique des anthocyanes.

Au point de vue chimique, les anthocyanes sont des corps phénoliques, à propriétés basiques et dépourvus d'azote, qui appartiennent à la classe des glucosides, dont le composant colorant a été reconnu par Willstätter (57) comme dérivé d'un phényl-benzo-pyrylium.

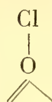
Les premières recherches de Molisch sur la nature chimique des anthocyanes ont été complétées par Grafe, qui, comme nous l'avons dit, a séparé dans des fleurs d'*Althæa* deux corps à l'état solide, dont il a étudié les propriétés chimiques. Plus tard, R. Combes, dans les fleurs vertes d'*Ampelopsis*, a obtenu une substance d'un jaune brun cristallisée, génératrice d'anthocyanes. L'auteur a caractérisé cette substance comme appartenant au groupe des phéno-γ-pyrones.

Ensuite Willstätter et son école ont approfondi l'étude de la chimie des anthocyanes. A la suite de ces recherches, la classe des corps auxquels les anthocyanes peuvent être rapportées a été nettement déterminée, et les formules chimiques ont pu être définies avec plus de précision.

Les diverses anthocyanes ont, en principe, la même constitution chimique. Ce sont des monoglucosides ou des diglucosides, des dérivés β-phényl-benzo-γ-pyrylium, qui diffèrent entre eux par le nombre et la position de divers groupements d'hydroxyles et de méthyles se trouvant dans leur molécule.

Willstätter a choisi le nom d'*anthocyanine* pour le

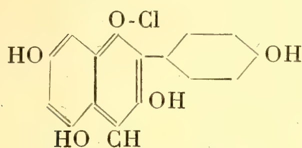
composant glucosidique, et le nom d'*anthocyanidine* pour le composant coloré, dépourvu de sucre. Les anthocyanes donnent avec les acides minéraux et les acides organiques des sels bien cristallisés (sels d'oxonium), dont l'oxygène est tétravalent et appartient à une combinaison quinoïde :



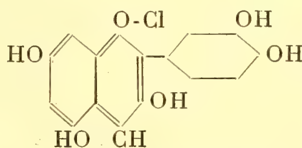
C'est l'oxygène tétravalent qui donne à ces substances leurs propriétés basiques.

Les combinaisons des anthocyanes avec les acides sont rouges ; leurs formes neutres sont violettes. Par leurs hydroxyles phénoliques, ces corps forment avec les alcalis des phénolates bleus.

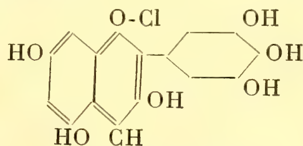
Parmi les anthocyanidines (composants dépourvus de sucre), Willstätter et Mallison (58) en citent trois, plus étudiées et mieux connues jusqu'à présent : la *pélargonidine*, la *cyanidine* et la *delphinidine*, connues seulement sous forme de sels acides et caractérisées respectivement par 1, 2, 3 oxydriles au groupe phényl, comme le montrent les formules suivantes :



Chlorure de pélargonidine.



Chlorure de cyanidine.



Chlorure de delphinidine.

La composition chimique des autres anthocyanidines dérive de ces trois formules par la présence d'un ou plusieurs méthyles dans leur molécule.

En solution aqueuse ou alcoolique, la plus grande partie des pigments de ce groupe se décolorent progressivement

au contact de l'air, en se transformant en *pseudo-bases.* Cette décoloration n'est pas due à un phénomène de réduction, comme on l'a cru pendant un certain temps, mais à une *isomérisation.*

Si l'on ajoute à la solution décolorée un acide quelconque, la coloration initiale réapparaît. Les pigments anthocyaniques s'isomérisent aussi dans une solution alcaline.

Au point de vue de l'isomérisation, il existe une différence très nette entre les anthocyanines et les anthocyanidines.

En effet, bien que s'isomérisant l'une et l'autre en une pseudo-base, ces deux types de substances présentent une différence essentielle : pour l'anthocyanine, la coloration apparaît immédiatement quand on ajoute de l'acide à froid, alors que la coloration de l'anthocyanidine ne se produit, sous l'action de l'acide, qu'après *chauffage.*

Les anthocyanines, les anthocyanidines et leurs pseudo-bases existent à l'état libre dans divers organes colorés des végétaux.

Willstätter a indiqué que l'on peut distinguer et séparer ces deux types de corps au moyen de l'alcool amylique; si les anthocyanines et les anthocyanidines existent mélangées dans une même solution aqueuse et que l'on ajoute de l'alcool amylique, les premières restent dans cette solution, tandis que les secondes passent rapidement et en totalité dans l'alcool amylique.

Les anthocyanidines, à l'état libre, ont été mises en évidence pour la première fois par Willstätter dans certaines variétés de raisins. En 1920, O. Rosenheim (**44**), dans un travail très documenté, a montré que les anthocyanidines existent aussi, comme composant coloré et à l'état libre, dans les jeunes feuilles rouges de *Vitis vinifera.* Il a pu isoler ce pigment, à l'état cristallisé, en traitant par une solution d'acide chlorhydrique à 1 p. 100 les organes desséchés et pulvérisés.

Si l'on reprend le pigment de cette solution par l'acide chlorhydrique à 3 p. 100, l'anthocyanidine cristallise sous forme d'aiguilles disposées en rosettes.

Nous avons démontré (**16**) que les anthocyanidines, à

l'état libre, sont beaucoup plus répandues dans les organes rouges des plantes qu'on ne l'avait cru jusqu'alors.

Nous avons constaté leur existence dans les fruits de *Ruscus aculeatus* et de *Solanum Dulcamara*, dans les feuilles rouges de *Prunus Pissardi* et d'*Ampelopsis*, dans les tiges rouges du *Sarrasin* et dans les fleurs de *Pelargonium* et de *Papaver*.

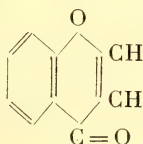
Les pseudo-bases d'anthocyanidines ont été mises en évidence, à l'état libre, par M. Kurt Noack (**39**) dans les jeunes feuilles rouges de *Polygonum compactum* et dans d'autres plantes. Nos propres expériences ont confirmé les résultats de Kurt Noack ; les pseudo-bases accompagnent, dans la majorité des cas, les anthocyanidines ou les remplacent quand celles-ci ont disparu.

D'autre part, nos expériences ont démontré que les anthocyanidines n'existent pas nécessairement dans les organes qui contiennent de l'anthocyane ; elles sont présentes quand la coloration est d'un rouge franc; elles font complètement défaut quand la coloration est violette ou bleue.

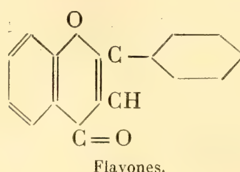
4. — Relations chimiques des anthocyanes avec les flavones et les flavonols.

Tous les pigments appartenant au groupe des anthocyanes sont étroitement apparentés au groupe des substances organiques très répandues chez les végétaux et appartenant à la classe, bien définie au point de vue chimique et physiologique, des flavones et des flavonols.

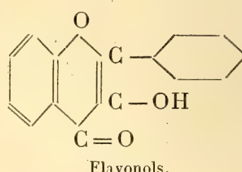
Les flavones et les flavonols représentent en général des pigments jaunes qui dérivent d'une substance commune, désignée par Block et Kostanecki sous le nom de *chromophore*, et dont la formule chimique renferme un noyau pyrone combiné avec un noyau benzénique :



A ce double noyau benzo-γ-pyrone peut se relier latéralement un nouveau noyau phénolique en constituant ainsi la formule chimique des flavones et flavonols :



Flavones.



Flavonols.

Par conséquent les flavones et les flavonols sont des composés hydroxylés, des dérivés β phényl-benzo-γ-pyrone. Les flavones ne contiennent pas d'oxydryle attaché au noyau pyrone; les flavonols en contiennent un. Les dérivés flavoniques, répandus d'une manière très abondante et très variée chez les végétaux, prennent une part très active dans les phénomènes énergétiques ; ils sont combinés habituellement aux sucres et surtout au rhamnose en constituant des composés de nature glucosidique. Tous les tissus parenchymateux des feuilles, fleurs, fruits, contiennent des composés flavoniques solubles dans le suc cellulaire ; ils se trouvent aussi dans l'écorce et même dans les tissus ligneux des végétaux.

Il y a une relation très étroite entre les pigments rouges, bleus et violets, du groupe des anthocyanes et les dérivés jaunes du groupe des flavones.

Kurt Noack (40) a démontré, dans un récent travail, la large répartition des flavonols chez les végétaux, et leur relation étroite avec les corps du groupe des anthocyanes, en se basant sur certaines réactions communes à ces deux catégories de corps, réactions établies par Willstätter. Il a trouvé que les flavonols existent dans les plantes aussi bien sous forme de glucoside qu'à l'état de composé dépourvu de sucre (aglucone). Il en est de même pour les anthocyanes. Willstätter a établi, au point de vue de la structure chimique, une différence entre les anthocyanes et les flavones ou flavonols ; les anthocyanes possèdent toujours dans leur molécule un sel d'oxonium, les flavones ou flavonols n'en présentent pas.

5. — Origine des anthocyanes.

En possession des connaissances ci-dessus sur la nature et les propriétés chimiques des anthocyanes ainsi que sur leurs relations avec les substances voisines, nous pouvons plus facilement aborder le problème de la formation de ces pigments. Nous n'insisterons pas sur les opinions les plus anciennes relatives à la formation des anthocyanes ; nous nous contentons de rappeler très succinctement les théories récentes.

Une première opinion soutenue par beaucoup de physiologistes et de botanistes est que les anthocyanes sont des composés, qui ont leur origine dans la classe mal définie des *tanins*. Les anthocyanes seraient dues, d'après ces auteurs, à l'oxydation de corps tanniques.

Grâce aux récents travaux sur la chimie des anthocyanes, on est arrivé à déterminer exactement les substances aux dépens desquelles se forment ces corps. Willstätter, en comparant les diverses formules chimiques des anthocyanes et des flavones, a émis l'idée que toute anthocyane peut dériver théoriquement d'un flavone.

Palladine (42), dans ses mémoires sur les pigments respiratoires, est d'avis que certains pigments colorés des plantes se forment aux dépens de substances aromatiques de nature glucosidique qu'il a désignés sous le nom de « chromogènes ».

Miss Wheldale (54), la première, a suggéré l'idée que les corps flavoniques sont, dans beaucoup de cas, des chromogènes dont dérivent les anthocyanes. Tous les travaux ultérieurs ont confirmé le point de vue de miss Wheldale, de sorte que l'on considère actuellement les anthocyanes comme des corps dérivant des glucosides flavoniques.

6. — Processus chimique de la formation des anthocyanes.

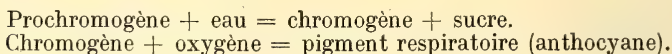
Les auteurs qui ont étudié le processus chimique de la formation de ces pigments peuvent être divisés en deux caté-

gories : les uns considèrent la transformation des glucosides flavoniques en pigments anthocyaniques comme due à des phénomènes d'*oxydation*; les autres soutiennent, au contraire, que cette transformation des chromogènes est causée par des phénomènes de *réduction.*

a. *Théorie de l'oxydation.* — L'oxydation des chromogènes en pigments rouges anthocyaniques a été soutenue par beaucoup de physiologistes, qui se sont basés sur diverses observations faites dans la nature. Tous ces auteurs font intervenir dans le processus chimique de l'oxydation trois éléments : 1° *un corps facilement oxydable, le chromogène;* 2° *la présence de l'oxygène ;* 3° *l'existence d'une diastase qui fixe l'oxygène sur le chromogène.*

Palladine est l'un des premiers savants qui aient attribué la formation des pigments anthocyaniques à l'oxydation d'un chromogène. Cet auteur admet que les divers chromogènes de nature glucosidique existant dans les tissus végétaux sont transformés par l'oxygène de l'air, grâce à l'action d'une oxydase, en pigments colorés qu'il considère comme *pigments respiratoires.* Il soutient même que le chromogène n'existe pas à l'état libre, dans tous les organes des végétaux, mais à l'état d'un *prochromogène* qui est d'abord transformé en chromogène par un phénomène d'hydrolyse ; ce chromogène est enfin oxydé pour donner naissance aux pigments respiratoires.

Le phénomène peut être représenté ainsi :


Prochromogène + eau = chromogène + sucre.
Chromogène + oxygène = pigment respiratoire (anthocyane).

Miss Wheldale (55), à la suite de beaucoup d'observations et d'expériences, a été conduite aussi à admettre que les anthocyanes se forment par oxydation. Elle pense également qu'un glucoside flavonique est transformé en anthocyane par l'action d'une oxydase. Elle appuie cette opinion sur des expériences de croisement faites avec deux variétés d'*Antirrhinum* : une *blanche* et une *ivoire.* Par un tel croisement l'auteur a obtenu des pieds d'*Antirrhinum* à fleurs d'un *rouge-Magenta.* Le pigment rouge résulte, d'après cet auteur, de

l'action oxydante des fleurs blanches sur le glucoside flavonique contenu dans la variété ivoire. Une action semblable se passerait dans tous les organes chez lesquels on constate la présence des glucosides flavoniques et la formation de pigments anthocyaniques. Pour mieux préciser ces réactions, l'auteur exprime le phénomène par la formule suivante :

1. Glucoside + eau ⇄ chromogène (flavone) + sucre.
2. X (Chromogène) + oxygène ⟶ anthocyanine.

Miss Wheldale fait aussi intervenir, dans ces phénomènes, d'abord l'action hydrolysante d'une diastase dans la première réaction, qui scinde le glucoside, et ensuite celle d'une diastase oxydante dans la seconde, qui aboutit à la formation du produit glucosidique final, l'anthocyanine. Keeble, Armstrong et Jones (**23**) pensent aussi que l'anthocyane se forme par l'oxydation d'un chromogène sous l'influence d'une oxydase. Pour mettre en évidence la présence d'oxydases, les deux premiers auteurs ont employé la méthode suivante : dans une solution alcoolique diluée de benzidine ou dans une solution faible de α-naphtol, ils ont placé des coupes microscopiques de végétaux, et ils ont constaté, par des modifications de colorations, que tous les tissus qui contenaient des anthocyanes contenaient également des oxydases. Ils ont expérimenté sur les fleurs de *Primula sinensis*, *Dianthus barbatus*, *Geranium sanguineum*, dans lesquelles ils ont constaté cette coïncidence frappante de la présence simultanée des oxydases et du pigment anthocyanique. Ils concluent de leurs travaux que la formation des anthocyanes est due à un chromogène qui est transformé en pigment rouge par des oxydases. Ces auteurs expliquent même l'albinisme de certaines variétés des fleurs citées ci-dessus par l'absence des oxydases dans les tissus. Jones ajoute que l'albinisme de certaines fleurs peut être dû aussi à l'absence du chromogène dans les cellules.

Tout récemment Kozlowski (**27**) a réussi à transformer par oxydation, en pigments rouges qui présentent les caractères des anthocyanes, les chromogènes incolores de *Beta vulgaris* et *Beta maritima*. Après l'extraction de ces chromo-

gènes, l'auteur les a soumis à l'action oxydante de l'acide sulfurique en présence du bioxyde de manganèse et à une température de 40°. Les chromogènes, au bout de quelque temps d'oxydation, commencent à devenir successivement jaunes, brunâtres, roses, rouges et enfin pourpres et violets. L'auteur conclut de ses recherches que, dans la nature, la transformation des chromogènes en anthocyanes est due à la même succession de phénomènes chimiques que dans ses expériences.

En même temps que Kozlowski, nous (**17**) avons transformé en pigments rouges anthocyaniques, également par oxydation, les chromogènes des fleurs incolores de *Cobæa scandens*, des plantules étiolées de Blé de Bordeaux et des feuilles vertes d'*Ampelopsis hederacea*. Les pigments que nous avons obtenus par oxydation des chromogènes présentaient les mêmes colorations nuancées de rose ou violet que les pigments naturels de chaque espèce.

Nous avons réussi plus tard à obtenir de semblables pigments colorés, sans chauffer, mais en employant comme agent oxydant un mélange de peroxyde de baryum et de bioxyde de manganèse.

Enfin, dans des expériences faites sur les pigments jaune verdâtre de *Medicago falcata* (**18**), nous avons transformé ces chromogènes en pigments violets anthocyaniques identiques aux pigments violets naturels de cette même espèce, en faisant agir sur ces chromogènes une oxydase extraite d'un champignon, le *Russula delica*. Nous avons étudié les propriétés chimiques de ces corps jaunes susceptibles de s'oxyder, et nous sommes arrivés à la conclusion qu'ils font partie de la classe des flavones, dont ils présentent toutes les réactions.

Dans tous les cas exposés sur la formation de l'anthocyane par oxydation, la présence de l'oxygène est nécessaire dans les tissus pour que les pigments s'y développent.

Katic (**22**) a montré la nécessité de l'oxygène dans les phénomènes de rougissement. En cultivant différentes feuilles de plantes dans des solutions nutritives et dans une atmosphère dépourvue d'oxygène, il a constaté que les pigments

anthocyaniques ne se forment pas, tandis que des feuilles témoins, cultivées dans les mêmes conditions, mais en présence de l'oxygène de l'air, développent très facilement des pigments rouges.

Molliard (**34**) a aussi démontré que la présence de l'oxygène, dans la formation des anthocyanes, est absolument indispensable. Il a cultivé des radis dans des milieux nutritifs et a constaté que le rougissement ne se produisait pas chez ceux dont les racines étaient totalement immergées dans la solution, milieu dans lequel l'oxygène faisait défaut.

Enfin R. Combes (**8**), en étudiant comparativement les échanges gazeux dans les feuilles rouges et dans les feuilles vertes de diverses espèces de plantes, a démontré que les feuilles rouges absorbent plus d'oxygène pendant le processus de leur rougissement que les feuilles vertes ; au contraire, il a constaté une diminution plus accentuée de la quantité d'oxygène chez les feuilles rouges pendant la disparition de l'anthocyane que chez les feuilles normales.

b. *Théorie de la réduction.* — Contrairement à l'opinion précédente, certains auteurs ont essayé d'expliquer le processus chimique de la formation des anthocyanes par un phénomène de réduction des chromogènes. Cette théorie, qui se base entièrement sur des expériences chimiques, est soutenue par la plupart des chercheurs qui se sont occupés de la chimie des anthocyanes.

Keeble, Armstrong et Jones (**24**) ont obtenu, les premiers, des pigments rouge pourpre qui présentaient les réactions des anthocyanes, en réduisant des extraits alcooliques de diverses plantes par l'hydrogène naissant. C'est pour cela qu'ils ont admis la nécessité d'une réduction préliminaire avant qu'un phénomène d'oxydation transformât les chromogènes en pigments rouges.

R. Combes (**7**), après une série d'expériences faites sur diverses plantes, s'est joint aux partisans de la formation des anthocyanes par réduction. Cet auteur a isolé des feuilles vertes d'*Ampelopsis* un pigment jaune brun, cristallisé en aiguilles, qu'il a caractérisé comme appartenant au groupe des corps phéno-γ-pyrones. Le pigment, dissous dans l'alcool

et additionné d'acide chlorhydrique, a été traité par l'amalgame de sodium pour être réduit sous l'influence de l'hydrogène naissant. R. Combes a constaté que la solution alcool-acide du pigment commençait à devenir rose rouge pour acquérir, au bout de quelque temps, une forte coloration rouge pourpre. Après la neutralisation de l'acide et l'évaporation de la solution, il a obtenu un pigment rouge pourpre cristallisé aussi en aiguilles et qu'il a identifié à une anthocyane. D'autre part, l'auteur a extrait un pigment rouge pourpre anthocyanique des feuilles rouges de la même plante, et il l'a transformé en un pigment jaune brun, sous l'action de l'eau oxygénée. Ce pigment est semblable à celui extrait des feuilles vertes qui lui avait servi comme générateur d'anthocyane.

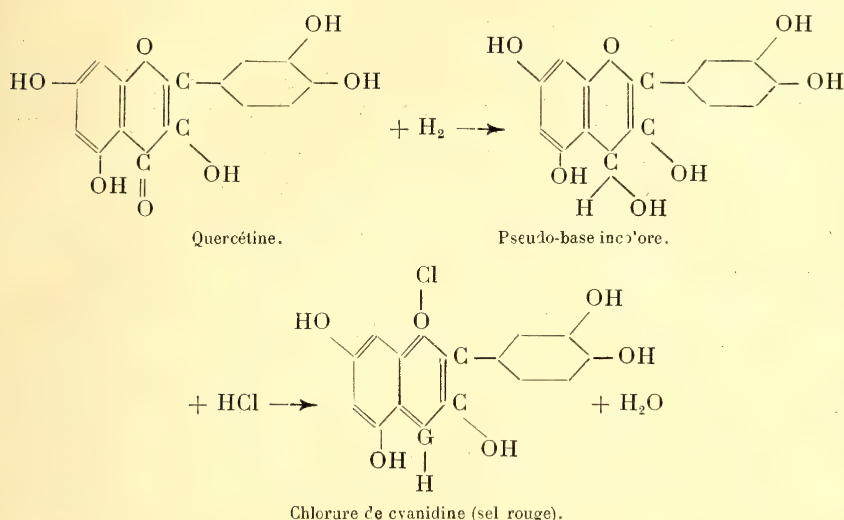
De toutes ces expériences, R. Combes conclut que les phénomènes qui ont pour résultat la formation des anthocyanes ne sont pas des oxydations, mais des réductions.

Miss Wheldale objecte que, dans ce travail, la preuve n'est pas faite que l'auteur opère sur des anthocyanes pures, entièrement privées de flavones, et elle a constaté que les cristaux de ces derniers corps, lorsqu'ils se forment dans un mélange d'anthocyanes et de flavones, prennent la coloration des anthocyanes.

Everest (**11**), en employant une méthode de réduction plus compliquée, a transformé des pigments jaunes flavoniques, extraits de diverses plantes, en pigments rouges, qui donnent quelques-unes des réactions des anthocyanes. Ces pigments artificiels, obtenus par réduction à froid, se présentent comme des anthocyanines et, par hydrolyse, donnent des anthocyanidines.

Willstätter (**56**) et ses collaborateurs ont abordé d'une manière plus approfondie la formation de l'anthocyane par réduction. En traitant la quercétine, dissoute dans l'alcool, par l'acide chlorhydrique et par l'amalgame de sodium, en présence d'un gramme de magnésium, ils ont obtenu un produit instable, qu'ils ont dénommé *allocyanidine*, et un produit accessoire, qui est beaucoup plus stable et qu'on a identifié avec la cyanidine.

Voici, d'après ces auteurs, les réactions chimiques qui se passent pendant la réduction de la quercétine en cyanidine :



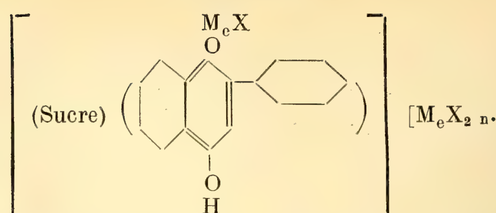
Quercétine. Pseudo-base incolore.

Chlorure de cyanidine (sel rouge).

Sans nier les résultats des travaux de Willstätter, Miss Wheldale fait remarquer qu'il n'est pas prouvé que, malgré de grandes ressemblances chimiques, le produit obtenu en partant de la quercétine soit identique à la cyanidine naturelle, et qu'en tout cas il ne semble pas démontré que ce processus de réduction soit celui qui se produit dans la nature.

Terminons en citant l'opinion de Shibata et Kasiwagi (**45**). Ces auteurs sont aussi d'avis que les anthocyanes dérivent des composés phénoliques, par réduction, mais ils mettent en doute l'existence des pigments sous les formes de sels acides, neutres ou basiques, proposés par Willstätter et Everest. Ils expliquent les diverses colorations des anthocyanes par la combinaison des divers glucosides flavoniques réduits avec des sels complexes organo-métalliques de calcium et de magnésium, sels qui se trouvent toujours dans les tissus des plantes et qui sont les facteurs les plus importants dans la production des couleurs.

Ils schématisent leur idée par la formule ci-jointe :



Pour concilier la théorie de la formation des anthocyanes par réduction avec la présence en plus grande quantité de l'oxygène dans les organes qui rougissent, divers auteurs ont émis l'opinion que l'action de l'oxygène est indirecte. R. Combes, Nicolas (38) partagent cette manière de voir.

Nicolas explique de cette façon l'action de l'oxygène :

« La relation évidente qui existe entre la production de l'anthocyane et les oxydations respiratoires est donc indirecte. L'oxygène, fixé en plus grande quantité pendant le rougissement, ne se porte pas sur les générateurs des anthocyanes, puisque celles-ci résultent d'une action réductrice, mais sur d'autres substances, probablement les hydrates de carbone, qui, incomplètement oxydés, fourniraient des acides organiques. »

Il semble cependant assez difficile d'admettre que, parmi l'ensemble des substances coexistant dans les tissus qui rougissent, certaines seraient capables de fixer l'oxygène, tandis que d'autres, analogues, ne le seraient pas.

Par conséquent l'explication de Nicolas est une simple hypothèse qui ne repose sur aucun fait précis ou expérience déterminée.

Tous les travaux cités ci-dessus relativement à la théorie de la réduction sont d'ordre purement chimique et s'écartent beaucoup des conditions naturelles, dans lesquelles se produit, chez les plantes, le phénomène du rougissement. Au contraire, la théorie de l'oxydation que nous avons vue, appuyée, elle aussi, par diverses expériences faites dans les laboratoires sur les chromogènes des plantes, a de plus en sa faveur de nombreux fatis observés dans la nature même, et par suite nous semble expliquer avec plus de vraisemblance le mode de formation des pigments anthocyaniques.

7. — Influence de divers facteurs internes et externes sur la formation des anthocyanes.

L'apparition des anthocyanes dans les tissus des végétaux dépend d'une série de facteurs internes et externes.

Parmi les facteurs internes, on a cité les suivants comme les plus importants : les sucres, les acides et certaines autres substances, la phloroglucine (Czartkowski) ou divers sels organo-métalliques (Shibata).

Nous discuterons plus loin le rôle des sucres dans la formation des anthocyanes; nous avons déjà signalé les opinions émises sur l'existence et le rôle des acides dans la production de ces pigments, ainsi que l'influence de quelques sels métalliques.

Nous allons nous occuper maintenant de l'influence des facteurs externes.

a. *Lumière.* — Déjà, depuis longtemps, Sachs et plus tard Askenasy ont démontré l'influence de ce facteur sur la production des colorations chez les végétaux. Les nombreuses observations faites dans la nature font voir que les plantes cultivées en pleine lumière développent, en général, des pigments anthocyaniques, et ordinairement les parties les plus colorées sont celles qui sont le plus exposées à la lumière. Les diverses et nombreuses expériences antérieures et celles plus récentes de Molliard et de Mirande confirment ces observations. Molliard (35) a constaté, en expérimentant sur une variété habituellement blanche de *Papaver somniferum*, que les pétales exposés à la lumière développaient des colorations assez vives. Cet auteur a remarqué que les pigments anthocyaniques apparaissaient avec plus d'intensité dans les parties des pétales les plus éclairées, tandis que dans celles qui restaient protégées vis-à-vis de la lumière directe par les sépales les colorations ne se produisaient pas.

Mirande (31) démontre, dans une note tout à fait récente, l'influence de l'intensité et de la réfrangibilité de la lumière sur la formation de l'anthocyane.

Bien que l'influence de la lumière paraisse être générale-

ment nécessaire à l'apparition de l'anthocyane, il y a, cependant, des plantes qui développent de ces pigments même à l'obscurité ; c'est en particulier le cas des divers organes souterrains où l'anthocyane se trouve abondamment (Betterave, Radis, etc.).

b. *Température.* — D'après les observations de divers auteurs, ce facteur a un rôle important dans l'apparition des colorations chez les végétaux. On a constaté, en général, que la formation des pigments anthocyaniques est favorisée par une basse température ; les colorations rouges automnales et celles produites pendant l'hiver sont dues à l'influence du froid exercée sur les plantes.

Il semble, au contraire, qu'une chaleur trop élevée empêcherait la production de tels pigments. Klebs (**25**) a remarqué que les fleurs de *Campanula* et de *Primula* restent souvent blanches, quand les plantes sont cultivées dans les serres chaudes, tandis que les mêmes espèces portent des fleurs colorées lorsqu'on les cultive dans un milieu plus froid.

Dans les phénomènes de colorations observés sur le Sarrasin, nous avons constaté que les échantillons étiolés exposés pendant l'été, quand il faisait chaud, à un fort éclairement, ne rougissaient point, tandis qu'à une température modérée les colorations rouge vif se produisaient rapidement.

L'influence de la température sur l'apparition des anthocyanes a été considérée comme un facteur indirect. Une basse température retarderait la croissance des plantes et empêcherait la circulation des substances nutritives ; il en résulterait une concentration, dans le suc cellulaire, des substances hydrocarbonées, qui, comme on le sait, favorisent la formation des anthocyanes.

G. Bonnier (**5**) et Flahault (**5**) ont constaté en Norvège, par des mesures comparatives, l'augmentation des pigments floraux chez les mêmes espèces, aux hautes latitudes, mais cependant au sud du cercle polaire.

Bonnier (**3**), dans des observations et expériences comparatives, à des altitudes de plus de 2000 mètres et dans des plaines, a constaté que la coloration est plus intense chez les plantes de hautes altitudes que chez celles de plaines. Cet

auteur a remarqué principalement que les plantes alpines offrent un très intéressant exemple au point de vue de l'apparition et de variations de coloration. Dans les régions alpines, où il y a une alternance d'éclairement intense pendant le jour et d'une basse température pendant la nuit, les colorations des plantes sont plus intenses que dans la plaine.

Dernièrement Bouget (**6**), dans une série d'observations et d'expériences, confirme et précise l'existence d'un optimum d'altitude pour la coloration des végétaux, comme l'avait déjà indiqué l'auteur précédent.

c. *État hygrométrique.* — Enfin, parmi les facteurs extérieurs qui peuvent favoriser la formation des anthocyanes, on cite encore la sécheresse.

Les expériences de Molisch sur des plantes peu arrosées ou celles d'Eberhardt faites dans une atmosphère très sèche ont montré que les plantes forment rapidement et très abondamment des pigments anthocyaniques. Gain a constaté que les tubercules rouges de Pommes de terre et ceux de Topinambour contiennent d'autant plus d'anthocyane que ces tubercules se produisent dans un sol plus sec. Enfin on a observé que les feuilles de certains arbres tropicaux acquièrent des colorations d'un rouge plus vif pendant la saison sèche.

Le milieu sec agirait aussi d'une manière indirecte. Le contenu cellulaire des plantes cultivées dans un tel milieu est toujours plus concentré que celui d'une plante vivant dans un milieu humide. La concentration du suc cellulaire favoriserait donc la formation de l'anthocyane. Il y a aussi des plantes qui vivent dans des régions humides et qui développent malgré cela des pigments anthocyaniques en quantité.

En somme, il ne faut pas attribuer à un seul facteur isolé une influence déterminée et décisive dans la production des anthocyanes; mais l'apparition de ces pigments est due à un ensemble de facteurs internes et externes qui agissent simultanément sur des substances génératrices d'anthocyanes.

8. — Rôle des anthocyanes.

Les opinions des savants sur le rôle des pigments anthocyaniques sont très partagées.

Beaucoup d'auteurs ont attribué aux colorations des fruits et des fleurs un rôle biologique.

Pour les fruits colorés, les anthocyanes auraient un rôle d'attraction vis-à-vis de divers Oiseaux qui recherchent ces fruits avec avidité. Les Oiseaux transportent de tels fruits dans des régions éloignées, où, après avoir mangé la partie charnue du fruit, ils laissent les graines qui, tombant sur un terrain favorable, donnent naissance à de nouvelles plantes. Par conséquent, les colorations des fruits joueraient un rôle important dans la dissémination des graines.

Toujours d'après ces auteurs, les colorations vives des fleurs seraient aussi un puissant moyen d'attraction pour divers insectes, qui cherchent le nectar leur servant de nourriture. Ce serait précisément dans ce but que les colorations des fleurs se seraient formées. Les insectes seraient même dispensés de visiter toutes les fleurs, parce que les colorations vives et variées de celles qui les possèdent seraient un indice certain de la présence du nectar. En passant d'une fleur à l'autre, ces insectes produiraient la pollinisation, qui autrement n'aurait pas lieu.

Mais cette hypothèse, si séduisante par sa conception finaliste, a été démontrée comme complètement dénuée de tout fondement scientifique par Gaston Bonnier (4). Cet éminent botaniste a prouvé, par de nombreuses expériences, que les colorations des fleurs ne jouent absolument aucun rôle dans l'attraction des insectes, car ceux-ci visitent aussi bien les fleurs vertes et celles d'une coloration moins vive que les fleurs dont les couleurs sont les plus intenses; il y a même de nombreux cas où les insectes laissent de côté des fleurs très colorées. Ce que cherchent les insectes mellifères, c'est du nectar, et ce produit n'est en rien lié à la coloration des fleurs.

Si, au point de vue biologique, les explications données

sur le rôle des anthocyanes sont complètement insuffisantes et ne correspondent pas à la réalité, au point de vue physiologique, les interprétations fournies, quoique fondées quelquefois sur des faits scientifiques, ne sont pas suffisantes non plus pour éclaircir le rôle que ces pigments jouent dans la vie des plantes.

Examinons très brièvement les opinions émises jusqu'à présent.

a. *Rôle protecteur des anthocyanes vis-à-vis de la chlorophylle contre une lumière trop intense. Théorie de l'écran.* — Pringsheim, dans un travail sur la lumière et la fonction de la chlorophylle chez les plantes, a émis l'opinion que la lumière blanche, d'une intensité trop forte, détruirait la chlorophylle, tandis que la lumière rouge n'aurait pas un effet nuisible sur les chloroplastes. De ses expériences, l'auteur conclut que les rayons rouges sont inactifs ou très légèrement actifs sur les cellules des plantes. Les recherches de Pringsheim ont servi de point de départ aux travaux ultérieurs sur le rôle d'écran qu'on a attribué aux anthocyanes.

Kerner, en s'appuyant sur les recherches du premier auteur, a cherché à interpréter l'apparition de l'anthocyane dans différents organes comme un agent protecteur contre une lumière trop intense. Pour cet auteur, le rougissement des tiges et des pétioles de certaines plantes a pour rôle d'empêcher une lumière trop intense de décomposer les substances nutritives qui y circulent. Ce serait dans le même but que le pigment rouge se forme dans les jeunes feuilles et dans celles qui se colorent en automne. Enfin, Kerner explique la formation de l'anthocyane sur la face inférieure des feuilles non pas comme ayant un rôle protecteur, mais il admet, sans le prouver, que le pigment absorberait la lumière pour la convertir en chaleur, ce qui facilite la croissance des végétaux, la transformation et la migration des substances nutritives. Ce physiologiste appuie, en outre, indirectement ses opinions sur deux faits observés dans la nature : d'une part, la présence des poils sur les feuilles et les tiges de quelques plantes chez lesquelles l'anthocyane ne se forme pas; les plantes présentant cette particularité n'auraient pas besoin de former

de l'anthocyane, car les poils protègent les cellules contre une lumière trop intense ; d'autre part, le *Satureia hortensis*, plante de la région méditerranéenne, cultivé à l'ombre, est verte ; au contraire, exposé au soleil, ses tiges et ses feuilles deviennent violet foncé. Kerner a cultivé cette plante dans son jardin alpin du Tyrol, à une altitude de 2195 mètres, et il a constaté, après les observations d'Overton, que, dans ces conditions, l'anthocyane se développait en abondance. L'auteur pense que l'exemple du *Satureia* est un cas d'adaptation que présentent les plantes capables de former de l'anthocyane.

Kny, pour montrer l'efficacité de l'anthocyane comme écran protecteur de la chlorophylle, place comparativement une solution de chlorophylle derrière des vases à faces parallèles remplis respectivement d'une solution de pigment rouge et d'une solution d'extrait de Betterave blanche. Il constate que la chlorophylle placée derrière l'anthocyane conserve plus longtemps sa couleur verte que celle placée derrière l'extrait incolore. L'auteur croit avoir prouvé, par cette expérience, l'efficacité du pigment rouge comme écran protecteur.

Keeble, à la suite de mesures de températures faites sur de jeunes feuilles vertes et rouges d'*Amherstia*, arrive à cette conclusion que la matière colorante rouge a non seulement le rôle d'un écran protecteur pour la chlorophylle, mais aussi la propriété d'éviter une forte insolation aux jeunes feuilles. Wiesner a interprété de la même manière de nombreuses observations et expériences.

Ewart, dans des observations faites sur les feuilles des plantes qui se développent de préférence à l'ombre, a constaté, lorsqu'il exposait ces feuilles à une forte lumière, un temps assez long, que la photosynthèse était ralentie. Il croit donc que la formation de l'anthocyane dans les organes exposés à la lumière est une adaptation pour éviter aux organes l'effet nuisible d'une forte intensité lumineuse plutôt qu'une protection contre la destruction de la chlorophylle.

Beaucoup de physiologistes ont fait des objections sérieuses à cette théorie de l'écran, en démontrant qu'une telle expli-

cation ne correspond pas rigoureusement aux faits scientifiques.

Reinke, à la suite de ses expériences faites sur des feuilles rouges et des feuilles vertes exposées à une intensité de lumière artificielle de huit cents à mille fois plus forte que celle des rayons solaires, constata que ni le pigment chlorophyllien, ni le pigment rouge ne furent décolorés. Enfin plus tard, le même auteur, dans des expériences où il étudiait l'effet de diverses radiations du spectre sur la destruction de la chlorophylle, trouva que les radiations rouges qui sont les plus nuisibles sont en même temps les plus absorbées par la chlorophylle. Ces constatations de Reinke sont, on le voit, tout à fait contraires à la théorie de l'écran.

Enfin, Engelmann a montré que le spectre d'absorption du pigment anthocyanique extrait des feuilles rouges est complémentaire de celui de la chlorophylle.

Ces faits ne permettent évidemment plus de considérer l'anthocyane comme un écran protecteur de la chlorophylle.

b. *Rôle des anthocyanes dans l'élévation de la température. — Théorie de Stahl.* — C'est d'abord Kerner, comme nous l'avons vu, qui a émis l'hypothèse de l'élévation de la température chez les organes, où se forment les anthocyanes. Les travaux ultérieurs de Stahl ont apporté une nouvelle interprétation. Stahl est d'avis que le pigment rouge absorbe certains rayons solaires qui sont transformés en chaleur ; cette chaleur accumulée dans les organes élève la température, ce qui favorise la transpiration des plantes.

Le fait que l'anthocyane absorbe certains rayons solaires qui, après leur conversion en chaleur, augmentent la température des organes, a été mis en évidence par ce botaniste dans de nombreuses mesures. Dans ses expériences exécutées sur les feuilles rouges et les feuilles vertes de *Sarcanthus rostratus*, Stahl trouva que la température des feuilles rouges était de 1°,5 plus élevée que celle des feuilles vertes. Les mêmes résultats furent trouvés chez les *Sempervivum tectorum*, *Begonia heracleifolia*, *Pelargonium peltatum*, etc... L'auteur met aussi en évidence une élévation de température chez les organes rouges des plantes alpines.

Il soutient que ces plantes possèdent, dans le pigment rouge, un moyen d'accélérer les échanges de matières et d'énergie. Le même rôle a été attribué, par Stahl, au rougissement des stigmates des fleurs anémophiles et des feuilles rouges d'automne. Il affirme, en outre, que la large et abondante répartition des anthocyanes chez les plantes des régions marécageuses de notre climat, et surtout des pays tropicaux, est un fait général qui contribue certainement à élever la température interne des organes. Cette température, à son tour, facilite la transpiration rendue si difficile par les conditions d'humidité excessive de cet habitat. Pour illustrer ce fait, il cite beaucoup d'exemples de notre climat, et aussi de ceux des régions tropicales de Bornéo, de Java et du Mexique.

Le rougissement des jeunes feuilles des régions tempérées est attribué, par ce savant, au fait que les pigments anthocyaniques qui accumulent de la chaleur dans les tissus de ces plantes favorisent le processus de métabolisme à des températures basses. C'est, d'ailleurs, la même idée que pour le rougissement des plantes alpines.

L'élévation de température, constatée par Stahl, a été confirmée par des mesures plus précises de Smith. Cet auteur, en employant un appareil thermo-électrique qui présente l'avantage de prendre la température interne des tissus, a fait des mesures comparatives sur des feuilles rouges et des feuilles vertes de divers arbres à Ceylan, sous une insolation tropicale. Il a trouvé que les jeunes feuilles rouge brunâtre d'*Amherstia nobilis* ont une température de 2° plus élevée que les feuilles verdâtres de *Saraca indica*, tandis que les feuilles rouges de *Mesua ferrea* ont une température de 2°,8 plus élevée que celle des feuilles vertes de *Saraca indica*. En faisant les mêmes mesures sur des feuilles vertes et des feuilles blanches chez lesquelles le pigment chlorophyllien ne se développait pas (feuilles de *Cladium*), il a trouvé aussi que la température des feuilles vertes était plus élevée que celle des feuilles blanches. En général, les pigments, soit anthocyaniques, soit chlorophylliens, élèvent la température des organes. Enfin l'auteur a mesuré comparativement la

température des feuilles jeunes et des feuilles plus âgées. Il trouva que les feuilles vertes plus âgées avaient une température plus élevée que les feuilles jeunes de même couleur ; mais quand les feuilles même jeunes contenaient de l'anthocyane, elles avaient, en général, une température voisine de celle des feuilles vertes plus âgées ou même une température plus élevée. Les jeunes feuilles rouges de *Theobroma Cacao* marquaient une température de 3°,5 plus élevée que celle des feuilles vertes même plus âgées. La conclusion de l'auteur est que ses résultats confirment les opinions de Stahl et montrent d'une façon définitive que l'anthocyane est un agent élévateur de la température interne chez les organes de ces végétaux.

La théorie de Stahl a été vivement critiquée par Ewart, dont nous avons vu les opinions sur le rôle des anthocyanes. Cet auteur soutient que la chaleur accumulée dans les tissus qui contiennent de l'anthocyane, loin d'être avantageuse, est nuisible, puisqu'elle exagère la transpiration des plantes. Cette objection est peu fondée, car les observations de Stahl se rapportent précisément à des plantes qui vivent dans un milieu très humide et où, par conséquent, une forte transpiration ne peut avoir aucun effet désavantageux.

Quoi qu'il en soit, les observations de Stahl et de Smith autorisent à considérer comme un fait acquis que les pigments anthocyaniques se trouvant dans différents organes des plantes contribuent à élever la température des tissus dans lesquels ils se forment.

c. *Rôle des anthocyanes comme pigments respiratoires. — Théorie de Palladine.* — Nous avons déjà signalé brièvement les opinions de Palladine à l'occasion de la formation des anthocyanes.

Rappelons que Palladine fait rentrer les anthocyanes dans la catégorie des pigments respiratoires qui jouent un rôle très important dans les transformations de substances dans les phénomènes généraux de la vie des végétaux. Les opinions de cet auteur sur la relation des chromogènes respiratoires et la formation des anthocyanes semblent parfaitement justifiées et concordent avec les phénomènes d'oxy-

dation constatés dans les tissus des végétaux. En même temps, Palladine introduit une nouvelle conception de la physiologie des anthocyanes en faisant participer cette catégorie de corps aux processus chimiques des phénomènes vitaux des plantes.

Nous écarterons donc complètement, au sujet du rôle des anthocyanes, les conceptions téléologiques de Kerner et autres, la théorie de l'écran et même la théorie de Stahl.

Les recherches que nous allons exposer confirment pleinement les transformations des anthocyanes dans les phénomènes que nous nous sommes proposé d'étudier. Nous essaierons, dans ce travail, de mettre en évidence, d'après les résultats de nos expériences, la part que les pigments anthocyaniques prennent aux phénomènes énergétiques et d'établir ainsi le rôle le plus probable que ces composés jouent dans la vie des plantes.

II

EXPOSÉ DU SUJET
ET
TECHNIQUE

Pour élucider, autant qu'il est possible, le rôle physiologique des anthocyanes, nous avons suivi dans ce travail une voie différente de celle qui a conduit nos prédécesseurs. Nous nous sommes proposé de rechercher ce que devient le pigment rouge quand les plantes qui en contiennent séjournent quelque temps à l'obscurité.

Dans ce but, nous avons fait germer des graines, et, quand les plantules sont restées quelques jours à l'obscurité, nous les plaçons à la lumière pour les faire devenir rouges. Quand le rougissement est assez fort, nous portons les plantes à l'obscurité pour voir ce que devient le pigment. Nous avons toujours constaté que, dans ces circonstances, la coloration rouge des plantules s'atténue sensiblement.

Il est important de rechercher à quelles modifications chimiques correspond cet affaiblissement de couleur ; c'est pourquoi nous avons soumis les plantules à des analyses chimiques. Ces analyses ont été effectuées sur les plantules, afin de voir s'il y a des rapports entre la disparition des anthocyanes et la quantité des diverses substances hydrocarbonées (sucres réducteurs, sucres non réducteurs, amidons et celluloses) contenues dans les tissus. Ces diverses substances ont été dosées comparativement chez les plantules étiolées comme point de départ, chez les plantules après leur rougissement complet et enfin à diverses reprises, à

mesure que la couleur s'affaiblissait chez les exemplaires replacés à l'obscurité.

1. — Cultures des plantules.

Nous avons expérimenté d'abord sur des plantules de *Sarrasin argenté* et de *Blé de Bordeaux*, puis, pour compléter notre étude, sur des feuilles rouges de *Vigne vierge* et sur des fleurs de *Dahlia*. Voici comment nous avons procédé pour réaliser les expériences.

Nous ensemençons les graines et plaçons les pots dans une chambre noire à la température de 24° environ. A cette température, les graines germent et poussent très bien. Au bout d'une semaine ou de dix jours, les plantules ont déjà une hauteur de 3 à 5 centimètres pour le Blé et de 7 à 10 centimètres pour le Sarrasin. Les plantules complètement étiolées, ainsi obtenues, sont transportées à la lumière. Les axes hypoctoylés étiolés du Sarrasin se pigmenter très rapidement.

Dès le soir, c'est-à-dire au bout de huit à dix heures, ils sont déjà rougeâtres. Le lendemain matin, la coloration s'accentue et, au bout de deux jours, elle est d'un *rouge vif*. Les deux cotylédons sont d'un vert teinté de rouge à la face inférieure.

Les plantules étiolées du Blé commencent à rougir au bout de vingt-quatre heures seulement. Si on les regarde le soir du jour de la mise en expérience, on ne constate encore aucun rougissement ; au contraire, la coloration jaunâtre qu'elles possédaient est devenue plus intense. Le lendemain matin, elles présentent une faible coloration *rouge violacé*, qui se renforce au bout de quarante-huit heures ; mais les feuilles qui commencent à se développer sont complètement vertes.

Les plantules ainsi colorées sont replacées à l'obscurité dans une chambre noire, où elles séjournent plusieurs jours, de six à quinze jours en général, et, pour certaines, jusqu'à

vingt et même vingt-cinq jours. Elles sont observées tous les jours pour voir quelles modifications de couleur elles subissent. Après deux ou trois jours de séjour à l'obscurité, la coloration rouge commence à s'atténuer ; après sept à dix jours, elle a sensiblement diminué, et enfin, après quinze à dix-huit jours, elle est devenue très faible sans que jamais elle disparaisse complètement, car la base des tiges présente encore une faible coloration. Ce qu'il y a à remarquer, c'est que la coloration rouge non seulement s'atténue progressivement à l'obscurité, mais qu'elle éprouve une modification spéciale en prenant une teinte un peu noirâtre.

Par conséquent les plantules étiolées qui ne renfermaient aucune trace de pigment rouge, exposées à la lumière, prennent cette coloration dès qu'elles sont éclairées et la présentent très intense après quarante-huit heures seulement de séjour à la lumière. Il est à remarquer que le pigment rouge chez le Blé apparaît mieux, quand il y a un éclairement vif, pendant le jour et une température relativement basse pendant la nuit. Ce fait a été mis en évidence pour les plantes rouges de la région alpine par G. Bonnier. Ces conditions sont très bien réalisées pour le Blé pendant l'automne, aux mois de septembre et d'octobre, quand les jours sont très éclairés et les nuits assez froides. Le Sarrasin, au contraire, rougit mieux par un éclairement moins intense et à une température modérée.

Le pigment anthocyanique qui se développe s'y trouve en grande quantité ; les analyses chimiques faites sur ces plantules vont nous démontrer ce fait. De même, l'atténuation de la coloration rouge des plantules mises à l'obscurité correspond à une disparition du pigment rouge, comme nous le verrons plus tard, quand nous doserons ce pigment.

2. — Analyses chimiques.

Comme nous l'avons dit plus haut, nous allons montrer maintenant le rapport chimique qui existe entre les anthocyanes et les diverses substances hydrocarbonées. Nous

avons exécuté les analyses sur des *plantes étiolées* qui nous ont servi comme témoins pour les autres, sur les *plantes rouges* à leur maximum de coloration et sur *les plantes qui, après rougissement, ont été remises à l'obscurité* (plantes décolorées).

Les plantules étiolées renferment une importante quantité de glucosides flavoniques, aux dépens desquels se forme l'anthocyane. Ces glucosides sont précipités par l'acétate de plomb rigoureusement neutre (liqueur de Courtonne). C'est à cause de ces glucosides que, dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut pas étudier les glucosides anthocyaniques seuls, lorsqu'on s'occupe du rôle physiologique de ces derniers.

Nous avons donc exécuté des dosages sur : les *glucosides flavoniques* des plantes étiolées, sur l'*ensemble des glucosides anthocyaniques et flavoniques* des plantes rouges, et enfin sur les *sucres réducteurs*, les sucres *non réducteurs*, les *amidons* et les *celluloses* de toutes les plantes sur lesquelles nous avons expérimenté.

La méthode employée consiste à épuiser les plantules ou les organes qu'on étudie par l'alcool bouillant à 95°. Par ce traitement, on obtient dans l'alcool les glucosides et les divers sucres. Le résidu des organes, après le traitement par l'alcool, est repris par l'acide sulfurique en diverses proportions, puis chauffé à l'autoclave, où se produit l'hydrolyse des amidons et des substances cellulosiques.

Récolte des plantules et leur épuisement par l'alcool. — Les plantules étiolées rouges sont coupées, après suppression des racines, en petits morceaux et immédiatement introduites dans un ballon contenant de l'alcool bouillant à 95°, auquel on a ajouté 250 milligrammes de carbonate de calcium. Cette substance a pour but de saturer les acides, qui sont en grande quantité dans les plantules, et d'empêcher la décomposition de certains composés hydrocarbonés, dont l'hydrolyse est possible en présence des acides et à la température de l'ébullition de l'alcool.

Après un quart d'heure d'ébullition, on laisse l'alcool se refroidir ; on décante, et les fragments sont transvasés

dans un mortier où on les broie de manière que tout est transformé en une pâte très fine. La pâte est reprise par l'alcool et chauffée de nouveau dans le même ballon pendant un quart d'heure. On laisse l'alcool se refroidir, on le décante dans un autre ballon, on ajoute à la substance bouillie de l'alcool frais et on chauffe de nouveau. On fait donc bouillir trois fois de façon à être bien sûr que tous les sucres et les glucosides sont passés dans l'alcool. On réunit l'alcool de ces trois opérations et on le filtre. La substance restée sur le filtre est lavée plusieurs fois avec de l'alcool à 95°, que l'on réunit aux précédents alcools.

Dans le liquide ainsi obtenu se trouvent les *glucosides*, les *sucres réducteurs* et les *sucres non réducteurs*. La substance restée sur le filtre renferme les *amidons* et les *celluloses*.

La quantité de substance fraîche sur laquelle ont porté nos expériences a toujours été de cent trente plantules, dont le doids variait d'après l'âge de chaque série. Pour déterminer le poids sec de la substance fraîche, nous procédons de la manière suivante : nous pesons toujours cinquante échantillons frais qui sont coupés en morceaux et placés dans un flacon à tare. La substance est desséchée à l'étuve à la température de 100° à 105° pendant quarante-huit heures. Connaissant le poids sec de cinquante pieds, on calcule très aisément, par une simple proportion, le poids sec de toute la récolte qui a été préalablement pesée fraîche.

3. — Séparation et dosage des glucosides.

Pour séparer les glucosides, on traite la solution alcoolique par une quantité suffisante de liqueur de Courtonne (acétate de plomb rigoureusement neutre). Les glucosides sont précipités sous forme d'un sel de plomb ; 2 centimètres cubes de la liqueur de Courtonne sont suffisants pour précipiter tous les glucosides renfermés dans les cent trente pieds sur lesquels on opère. La solution alcoolique qui contient le précipité glucosidique est bien agitée, puis laissée au repos vingt-quatre heures pour que tous les glucosides se déposent. Pour séparer ces corps, on filtre la solution ; sur le filtre restent les

glucosides qui sont bien lavés, trois fois, par l'alcool à 95°. De cette façon, on obtient les glucosides sous forme d'un sel plombique. Après cette opération, on met en suspension le précipité plombique dans 50 centimètres cubes d'acide sulfurique dilué à 7 p. 100. La mise en suspension est faite de la façon suivante : on fait un petit trou dans le filtre et, avec l'eau sulfurique bouillante, on entraîne le précipité dans un flacon d'Erlenmeyer. On bouche bien le flacon avec du coton et enfin on le porte à l'autoclave, où il est chauffé pendant une heure à la température de 120°. Dans ces conditions, les glucosides se scindent en sucres réducteurs et en un composé dépourvu de sucres (anthocyanidines); 7 grammes d'acide sulfurique dans 100 centimètres cubes d'eau représentent la quantité optima d'acide pour hydrolyser la totalité des glucosides dissous dans cette solution. C'est cette même quantité d'acides que Willstätter a utilisée dans ses recherches pour l'extraction de l'anthocyane. Disons cependant que la quantité d'acide peut varier d'après la nature de chaque anthocyane.

Après ce traitement, la liqueur glucosidique est neutralisée exactement par la lessive de soude. Après la neutralisation, la liqueur est filtrée dans un flacon jaugé à 50 centimètres cubes ; on complète le volume avec de l'eau distillée, de façon à avoir juste 50 centimètres cubes de liqueur comme au début de l'hydrolyse. Les glucosides sont intégralement transformés en sucres réducteurs ; il ne reste donc plus qu'à doser ces sucres par la méthode de Gabriel Bertrand et à déduire des résultats la quantité primitive de glucosides.

Cette méthode consiste à faire bouillir des quantités égales (20 centimètres cubes de la solution sucrée, de sulfate de cuivre et de tartrate double de potasse et de soude), pendant trois minutes. Le cuivre est réduit par les sucres, à l'état d'oxydule. L'oxydule est dissous par une solution acide de sulfate ferrique, dans laquelle il passe à l'état de sulfate de cuivre, tandis qu'une proportion correspondante de sel ferrique passe à l'état de sel ferreux. On dose ce dernier avec une solution titrée de permanganate de potassium, et l'on peut, au moyen des tables dressées par Bertrand, calculer

la quantité de cuivre qui a été précipitée, d'où la proportion de sucre correspondante.

En multipliant par 2,5 le résultat obtenu dans le dosage de 20 centimètres cubes du liquide sucré, on obtient la teneur en sucres réducteurs de 50 centimètres cubes, quantité qui correspond à la substance fraîche sur laquelle nous avons opéré. Il faut mentionner que nous avons toujours exprimé les résultats de ces sucres en glucose. Cette quantité de sucres correspond aux glucosides totaux des cent trente échantillons sur lesquels nous avons expérimenté. Connaissant le poids sec de ces plantules, il est très facile de rapporter la quantité de ces corps à 100 grammes de substance sèche, comme il est indiqué dans les tableaux des résultats publiés plus loin.

4. — Séparation et dosage des sucres réducteurs et des sucres non réducteurs.

Après la séparation des glucosides flavoniques et anthocyaniques, la solution alcoolique qui contient les sucres est traitée de la manière suivante pour isoler ces corps.

Il faut d'abord éliminer l'excès d'acétate de plomb qui gênerait les opérations nécessaires pour l'analyse ultérieure des sucres. La séparation du plomb se fait soit par une solution concentrée de carbonate de sodium, soit par un courant gazeux d'acide carbonique ou d'acide sulfhydrique ; le plomb est précipité sous forme de carbonate ou de sulfure de plomb. L'emploi du carbonate de sodium a l'inconvénient de donner de l'acétate de soude, qui gêne pour la séparation des sucres et exige, pour être neutralisé, une opération supplémentaire. Les gaz carbonique ou sulfhydrique n'ont pas cet inconvénient, et, d'autre part, peuvent être facilement éliminés par une simple évaporation s'ils ont été employés en léger excès. Aussi avons-nous de préférence employé des courants gazeux dans la liqueur alcoolique.

Par ce traitement, le plomb est précipité complètement, et l'on s'en débarrasse par le filtrage de la solution alcoolique. On reconnaît très facilement l'instant où tout le plomb

est précipité, c'est au moment où, en ajoutant, après filtration, à la solution alcoolique une goutte d'acide sulfurique dilué, il ne se forme plus de précipité. On lave plusieurs fois le précipité avec de l'alcool frais pour être bien sûr qu'il ne contient plus aucune trace de sucres.

La solution alcoolique, débarrassée du plomb par filtration, est soumise à une distillation dans le vide à une basse température qui ne doit pas dépasser 60° à 62° pour ne pas détruire les sucres. Il est même préférable de n'opérer qu'à 50° environ ; c'est ce que nous avons fait dans tout le cours de nos recherches. On réduit par distillation le volume du liquide jusqu'à 30 centimètres cubes environ. Il se dépose sur le fond du ballon un résidu sirupeux, sucré, qui est repris immédiatement après distillation par une petite quantité d'eau bouillante. On filtre et on lave encore le ballon avec de l'eau bouillante, on recueille la solution filtrée dans une fiole jaugée à 100 centimètres cubes, et on complète avec de l'eau distillée jusqu'au trait qui indique ce volume. Cette liqueur contient l'intégralité des sucres que renferment les plantules soumises à l'expérience.

La solution aqueuse sucrée est divisée en deux volumes égaux de 50 centimètres cubes. Sur l'une des portions on opère le dosage des sucres réducteurs d'après la méthode de Bertrand. Le résultat obtenu dans le dosage de 20 centimètres cubes du liquide sucré multiplié par 5 nous donne la teneur en sucres réducteurs de 100 centimètres cubes de solution sucrée ; on calcule ensuite la teneur rapportée à 100 grammes de substance fraîche.

Sur l'autre portion nous avons fait l'hydrolyse des sucres non réducteurs. Les 50 centimètres cubes sont traités par 500 milligrammes d'invertine, préparée suivant le procédé indiqué par Bourquelot, et nous avons ajouté 500 milligrammes de fluorure de sodium : par conséquent, les proportions d'invertine et de fluorure sont donc de 1 p. 100.

Le fluorure de sodium a la propriété de créer un milieu défavorable aux bactéries qui pourraient se développer dans la solution sucrée. La liqueur ainsi préparée est mise dans

un flacon d'Erlenmeyer bien bouché avec du coton et porté dans une étuve à 50°-55° C. pendant quatre jours. Au bout de ce temps, tous les sucres non réducteurs sont hydrolysés et transformés en sucres réducteurs. Après filtration, on opère le dosage de la même façon que précédemment.

Cette dernière analyse nous donne évidemment à la fois les deux sortes de sucres : réducteurs et non réducteurs ; nous ramenons cette quantité à ce qu'elle est pour 100 centimètres cubes. Si l'on en retranche la quantité de sucres réducteurs trouvés dans la première analyse, le reste représente les sucres non réducteurs, dont la quantité est exprimée en saccharose.

5. — Dosage des amidons et des celluloses.

La pâte, constituée par les plantules fraîches broyées, qui est restée sur le filtre après l'extraction des glucosides et des sucres, est traitée comme il suit pour isoler l'amidon et les celluloses. Cette pâte est mise dans un ballon, additionnée de 100 centimètres cubes d'acide sulfurique à 2,5 p. 100 portée à l'autoclave à 120° pendant une heure. L'amidon et diverses autres substances facilement hydrolysables : gommes, mucilages, etc., sont transformées en sucres réducteurs. On agite le ballon pour mettre en suspension le mélange, on jette le tout sur un filtre et on lave soigneusement à l'eau bouillante pour que tout le contenu sucré passe bien dans la liqueur filtrée. Cette liqueur est neutralisée par une solution de soude à 20 p. 100.

On procède toujours au dosage des sucres par la même méthode.

6. — Dosage des celluloses.

La poudre restée sur le filtre contient les celluloses qui, étant plus difficilement hydrolysables, ont résisté au traitement par l'acide sulfurique à 2,5 p. 100. Pour les transformer, il faut les chauffer dans un autoclave à 120° pendant une heure avec de l'acide sulfurique à 10 p. 100. Après filtration

et neutralisation par la soude, on dose les sucres obtenus qui correspondent, d'une façon générale, à toutes les celluloses.

Dans l'analyse des amidons et des celluloses, le résultat obtenu par le dosage de 20 centimètres cubes de liqueur sucrée est multiplié toujours par 5, de façon à obtenir la quantité totale de sucres renfermés dans les 100 centimètres cubes de liqueur préparée avec la quantité totale des plantules fraîches prises comme sujet d'étude.

Avant d'exposer les résultats de nos analyses, nous devons faire une remarque importante relativement à la méthode précédente.

Les chauffages répétés dans l'extraction des sucres et des glucosides ont pour effet de détruire une certaine proportion de ces substances. Nous indiquerons plus loin une méthode plus rigoureuse d'extraction ; mais comme, ici, la même méthode a toujours été employée dans les analyses des divers lots de plantes soumises aux conditions précédemment indiquées, ces analyses sont comparables et permettent des conclusions justifiées.

Ces conclusions portent, dès lors, non sur les quantités absolues des corps analysés, mais sur leur rapport dans les plantes étiolées, les plantes colorées à la lumière et les plantes remises ensuite à l'obscurité.

Ajoutons que chacun des mots : glucoside, sucre, amidon, cellulose n'indique pas un seul corps chimique, mais une catégorie de substances ayant des propriétés chimiques générales communes.

Notre travail a seulement pour but d'étudier les relations des glucosides anthocyaniques avec les substances hydrocarbonées, dont le rôle physiologique est bien connu, et par là de jeter quelque lumière sur le rôle de ces glucosides eux-mêmes et sur celui des divers pigments anthocyaniques qui en dérivent.

III

EXPOSÉ DES RÉSULTATS

Exposons d'abord en détail une expérience afin de compléter les indications générales données sur les dosages des glucosides, des sucres, des amidons et des celluloses. Cette expérience permet de déterminer la quantité de ces corps rapportée à 100 grammes de substance fraîche et de substance sèche.

Le poids frais de cent trente plantules de Sarrasin est par exemple de $11^{gr},775$; leur poids sec est de $2^{gr},084$.

Calcul des glucosides.

Les glucosides flavoniques provenant du Sarrasin traités par l'acétate neutre de plomb donnent un abondant précipité d'une teinte jaune clair. Cette teinte est au contraire d'un jaune foncé pour le Blé. Après l'hydrolyse par la solution aqueuse d'acide sulfurique à 120° dans l'autoclave, les glucosides présentent une coloration rouge foncé avec le Sarrasin et jaune avec le Blé.

Dans 50 centimètres cubes de la liqueur, nous avons trouvé 42 milligrammes de glucosides, qui correspondent donc à $2^{gr},084$ de substance sèche et à $11^{gr},775$ de substance fraîche.

Il en résulte qu'il y a $2^{gr},015$ de glucosides flavoniques par 100 grammes de substance sèche et $0^{gr},356$ par 100 grammes de substance fraîche.

Les mêmes calculs sont faits pour les sucres, amidons et celluloses.

Citons maintenant quelques expériences et les résultats que l'on en peut déduire.

1. — Plantules étiolées à l'obscurité.

Expérience du 15 juillet 1920.

L'expérience porte sur des plantules étiolées de Sarrasin argenté (*Polygonum fagopyrum*) et de Blé de Bordeaux.

Les plantules de Sarrasin sont récoltées après sept jours de germination, celles de Blé après huit jours.

Les résultats obtenus dans les dosages successifs rapportés, d'une part à 100 grammes de substance fraîche et, d'autre part, à 100 grammes de substance sèche, sont reproduits dans le tableau suivant, dont la dernière colonne donne le total tant des sucres proprement dits que de ceux résultant de l'hydrolyse des autres substances hydrocarbonées.

	GLUCOSIDES flavoniques.	SUCRES réducteurs.	SUCRES non réducteurs.	AMIDONS.	CELLULOSES.	SUCRES totaux.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Sarrasin argenté :						
100 grammes substance fraîche	0,356	0,878	0,182	4,093	0,424	5,933
100 grammes substance sèche......	*2,015*	*4,966*	*1,031*	*23,141*	*2,400*	*33,553*
Blé de Bordeaux :						
100 grammes substance fraîche.....	0,285	1,176	0,284	1,476	0,041	3,262
100 grammes substance sèche	*2,825*	*11,630*	*2,820*	*14,601*	*0,411*	*32,287*

Expérience du 13 août.

Les germinations ont été récoltées huit jours après ensemencement.

Voici les résultats obtenus :

	GLUCOSIDES flavoniques.	SUCRES réducteurs.	SUCRES non réducteurs.	AMIDONS.	CELLULOSES.	SUCRES totaux.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Sarrasin argenté :						
100 grammes substance fraîche.....	0,266	0,920	0,322	2,183	0,255	3,946
100 grammes substance sèche	*1,829*	*5,038*	*1,763*	*20,043*	*1,752*	*30,425*
Blé de Bordeaux :						
100 grammes substance fraîche.....	0,153	1,096	0,158	1,290	0,035	2,732
100 grammes substance sèche	*1,732*	*12,480*	*1,804*	*14,715*	*0,407*	*31,138*

Examinons maintenant les nombres fournis par ces tableaux. Ils nous serviront comme point de départ dans la relation que nous cherchons à établir entre les glucosides flavoniques et les autres composés hydrocarbonés chez les plantules étiolées d'une part, puis entre les glucosides flavoniques, les glucosides anthocyaniques et les autres composés hydrocarbonés chez les plantules rouges, ainsi que chez les plantules rouges replacées à l'obscurité pendant un certain temps, d'autre part.

Ces expériences et une série d'autres, inutiles à mentionner en détail, permettent de faire des constatations précises.

1. *Glucosides flavoniques.* — Chez le Sarrasin ainsi que chez le Blé, ces corps existent en quantité assez importante dans les plantules étiolées. Cette quantité par 100 grammes de substance sèche varie de $1^{gr},829$ à $2^{gr},015$ chez le Sarrasin et de $1^{gr},732$ à $2^{gr},825$ chez le Blé. Cette quantité varie dans le même sens que la quantité totale des composés hydrocarbonés.

2. *Sucres réducteurs.* — Ces corps sont, par rapport aux premiers, en quantité beaucoup plus grande. Chez le Sarrasin, cette quantité est de $4^{gr},966$ à $5^{gr},038$; chez le Blé, de $11^{gr},630$ à $12^{gr},480$, cette dernière espèce étant plus riche que la première en sucres réducteurs. On ne constate plus ici le rapport entre ces substances et les sucres totaux, que nous avons

trouvé pour les glucosides. La quantité de ces sucres est très variable dans les plantules et dépend de circonstances nombreuses.

3. *Sucres non réducteurs.* — Ces sucres sont représentés, en général, par une moindre quantité que les glucosides. Cette quantité est de $1^{gr},031$ à $1^{gr},763$ chez le Sarrasin, par conséquent inférieure à celle des glucosides, et de $2^{gr},820$ à $1^{gr},804$ chez le Blé de Bordeaux, quantité à peu près égale à celle des glucosides.

4. *Amidons.* — Cette catégorie de corps se trouve en abondance dans les plantules étiolées. Chez le Sarrasin, la quantité des amidons est de $20^{gr},043$ à $23^{gr},141$; on constate ici, par rapport aux sucres totaux, le même rapport que pour les glucosides. La quantité d'amidon varie avec la quantité totale de composés hydrocarbonés. Chez le Blé, cette quantité est à peu près la même dans les deux expériences : de $14^{gr},601$ à $14^{gr},715$. Il n'y a pas chez le Blé de rapport entre les sucres totaux et les amidons. La grande quantité d'amidon dans les plantules étiolées de Sarrasin est due au fait que toutes les substances de réserve renfermées dans les graines ont émigré dans les axes hypocotylés des plantules. Remarquons, en effet, qu'au début de nos expériences sur le Sarrasin les graines ont complètement disparu; il n'y a que les axes hypocotylés et les deux cotylédons qui sont récoltés ensemble, tandis que, chez le Blé, la quantité d'amidon est moindre parce que nous récoltons seulement les tiges, et que les graines, qui contiennent encore en grande partie les substances de réserve, restent dans la terre.

D'autre part, en considérant le rapport entre les sucres et les amidons chez ces deux plantes, nous voyons que, chez le Sarrasin, la quantité de sucre est très petite en comparaison de celle de l'amidon, tandis que, chez le Blé, ces quantités diffèrent beaucoup moins entre elles. On peut se rendre compte de ce fait en supposant que moins d'amidon est hydrolysé en sucres réducteurs dans le premier cas que dans le second, puisque ces sucres ne peuvent avoir d'autre origine que la transformation des substances de réserve et surtout de celle des amidons.

5. *Cellulose.* — Cette catégorie de substances existe généralement en moindre quantité que les glucosides chez les plantules étiolées. Chez le Sarrasin, on trouve de 1^{gr},752 à 2^{gr},400 de cellulose, tandis que, chez le Blé, cette quantité est bien inférieure à celle de glucosides ; elle est seulement de 0^{gr},407 à 0^{gr},411. Les plantules étiolées sont dépourvues d'un tissu cellulosique bien développé, d'où la petite quantité de cellulose trouvée aux dosages.

6. *Sucres totaux.* — La teneur de sucres totaux chez les plantules étiolées de Sarrasin est de 30^{gr},425 à 33^{gr},553; chez le Blé, elle est de 31^{gr},138 à 32^{gr},287. La différence qui existe entre les sucres totaux d'une expérience à l'autre peut être attribuée au stade de développement des plantules et aux variations des conditions extérieures qui ont pu avoir lieu pendant leur développement.

Ce que nous voulons mettre en évidence dans ces expériences, c'est la teneur des plantules en glucosides flavoniques. Ces composés, en quantité appréciable dans les organes étiolés, représentent chez le Sarrasin, en moyenne 2 p. 100 de la quantité totale de la substance sèche et de 5,7 à 6 p. 100 relativement à la totalité de sucre.

Chez le Blé étiolé, ces corps représentent en moyenne 2,25 p. 100 de la totalité de substance sèche et 5,5 p. 100 des sucres totaux.

Examinons maintenant les plantules qui se sont pigmentées de rouge par leur exposition à la lumière.

2. — Plantules colorées en rouge par la lumière.

Au moment où nous avons commencé les analyses sur les plantules étiolées, nous avons mis à la lumière une série de ces plantules cultivées en même temps que les premières. Comme nous l'avons dit plus haut, le pigment rouge se forme déjà en abondance au bout de quarante-huit heures seulement, si les conditions extérieures sont favorables. Un fait bien connu pour les plantules étiolées, quand on les place à la lumière, c'est qu'elles cessent de s'allonger ; la croissance y est presque momentanément arrêtée ; mais les plan-

tules deviennent plus résistantes par suite de la différenciation du tissu de soutien. L'influence retardatrice de la lumière sur la croissance des plantes est un phénomène décrit depuis longtemps, ainsi que son action favorable sur le développement des éléments fibreux.

Un autre phénomène se produit : le pigment rouge se forme très vite et en abondance sous l'influence de la lumière. L'anthocyane se développe abondamment chez les plantules de Sarrasin, dans l'épiderme et même dans les tissus plus profonds, tandis que, chez le Blé, elle ne se développe que dans l'épiderme des tiges. Les cotylédons de Sarrasin verdissent; l'anthocyane ne s'y forme que sur la face inférieure et en très faible quantité ; ces substances n'existent pas non plus dans les feuilles de Blé, qui deviennent rapidement d'un vert foncé.

Après deux jours d'insolation, les plantules présentent les teintes suivantes : le Sarrasin a les axes hypocotylés fortement colorés en rouge vif et ses cotylédons totalement colorés en vert franc à la face supérieure, en vert tacheté de rouge à la face inférieure ; le Blé a l'épiderme de sa tige coloré en rouge violacé et ses feuilles d'un vert pur.

C'est sur les plantules que nous venons de décrire que nous avons fait porter nos analyses.

Les glucosides anthocyaniques, séparés des autres composés hydrocarbonés, sous forme de sel de plomb, présentent pour les deux plantules une coloration verte très intense.

Le précipité glucosidique plombique de Sarrasin, traité par l'acide sulfurique à 7 p. 100, prend une coloration rouge franc; celui de Blé, traité de la même manière, acquiert une coloration d'un rouge plus foncé, un peu violacé. Après l'hydrolyse à l'autoclave de ces glucosides, la coloration rouge s'intensifie chez le Sarrasin; au contraire, elle est remplacée par une couleur jaune chez le Blé. Les anthocyanes du Sarrasin et du Blé ont donc des caractères chimiques notablement différents.

Nous donnons dans deux tableaux les résultats des analyses de deux séries d'expériences faites sur les *plantules colorées* citées ci-dessus :

Expérience du 15 juillet.

	GLUCOSIDES antho-cyaniques.	SUCRES réducteurs.	SUCRES non réducteurs.	AMIDONS.	CELLULOSES.	SUCRES totaux.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Sarrasin argenté rouge :						
100 grammes substance fraîche.....	0,265	0,362	0,043	1,994	0,352	3,016
100 grammes substance sèche......	*2,225*	*3,033*	*0,361*	*16,694*	*2,949*	*25,262*
Blé de Bordeaux rouge :						
100 grammes substance fraîche.....	0,316	0,224	0,026	2,137	0,125	2,828
100 grammes substance sèche......	*3,384*	*2,412*	*0,281*	*22,950*	*1,347*	*30,374*

Expérience du 13 août.

	GLUCOSIDES antho-cyaniques.	SUCRES réducteurs.	SUCRES non réducteurs.	AMIDONS.	CELLULOSES.	SUCRES totaux.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Sarrasin argenté rouge :						
100 grammes substance fraîche.....	0,144	0,321	0,072	0,490	0,130	1,157
100 grammes substance sèche......	*2,026*	*4,632*	*1,038*	*7,068*	*1,940*	*16,704*
Blé de Bordeaux rouge :						
100 grammes substance fraîche.....	0,194	0,540	0,108	1,626	0,146	2,614
100 grammes substance sèche......	*1,943*	*5,397*	*1,079*	*16,234*	*1,468*	*26,121*

Il faut d'abord faire une remarque : le mot glucosides anthocyaniques mis dans l'en-tête des tableaux ci-dessus

comprend à la fois les glucosides anthocyaniques et les glucosides flavoniques.

Dans les plantes étiolées étudiées précédemment, il n'existait que les glucosides flavoniques. Au contraire, dans les plantes rouges, les deux types de glucosides existent à la fois, mais il est impossible de les séparer par les procédés chimiques actuellement connus.

Donc, dans tous les résultats que nous publierons relativement aux plantes rouges qui renferment ces corps, nous comprendrons, à la fois, les deux catégories de corps : *glucosides anthocyaniques* et *glucosides flavoniques.*

Pour permettre au lecteur de se rendre mieux compte des quantités respectives des diverses substances dosées qui existent dans les plantes étiolées ou dans les plantes rouges, nous rapprochons dans un même tableau les données relatives aux deux types de plantes et pour le Sarrasin et pour le Blé. Les nombres de ce tableau sont ceux qui correspondent à 100 grammes de substance sèche.

	SARRASIN ARGENTÉ.		BLÉ DE BORDEAUX.	
	Étiolé.	Rouge.	Étiolé.	Rouge.
Glucosides	1,829	2,026	1,732	1,943
Sucres réducteurs	5,038	4,632	12,480	5,397
Sucres non réducteurs	1,763	1,038	1,804	1,079
Amidons	20,043	7,068	14,715	16,234
Celluloses	1,752	1,940	0,407	1,468
Sucres totaux	30,425	16,704	31,138	26,121

Un résultat saute immédiatement aux yeux par l'examen de ce tableau.

Le rapport entre les glucosides et les autres composés hydrocarbonés diffère chez les plantules étiolées et chez les plantules colorées. Il existe aussi une différence en ce qui concerne les autres substances hydrocarbonées entre elles.

1. *Glucosides flavoniques et anthocyaniques.* — La quantité de ces corps n'est pas très différente chez les plantules rouges et chez les plantules étiolées. Cependant il en existe une bien

nette. Dans les deux expériences comparables que nous citons, cette quantité passe chez le Sarrasin de $1^{gr},829$ à $2^{gr},026$, donc une augmentation de $0^{gr},195$. Chez le Blé, les deux nombres correspondants sont $1^{gr},732$ et $1^{gr},943$, donc une augmentation de $0^{gr},211$. Ajoutons que, dans d'autres expériences, cette augmentation s'est montrée plus élevée encore.

Pour expliquer ce phénomène, divers auteurs ont émis l'idée que les glucosides anthocyaniques se forment aux dépens de sucres accumulés dans les tissus. Voyons donc quelles sont les quantités de sucres contenus dans nos types de plantes.

2. *Sucres réducteurs et non réducteurs.* — La variation de ces corps, si l'on compare les plantes rouges aux plantes étiolées, se fait en sens inverse de celle des glucosides. Pendant que la proportion des glucosides augmente dans les plantules rouges, celle des sucres y diminue. La quantité des sucres réducteurs chez les plantules étiolées de Sarrasin tombe de $5^{gr},038$ à $4^{gr},632$ dans les plantules colorées. Chez le Blé, cette différence est encore plus marquée, de $12^{gr},480$ d'une part et $5^{gr},397$ seulement d'autre part. Dans d'autres expériences déjà citées ou relatées plus loin, cette variation est encore plus accentuée. Les sucres non réducteurs évoluent de la même façon que les premiers. Chez le Sarrasin la quantité de ces corps varie de $1^{gr},763$ à $1^{gr},038$; chez le Blé, de $1^{gr},804$ à $1^{gr},079$.

On constate donc une diminution appréciable de ces deux sortes de sucres chez les plantules dans lesquelles se forme l'anthocyane.

R. Combes a soutenu que c'est surtout aux dépens de ces corps que se forment les anthocyanes. Overton (**41**), Molliard (**36**), Palladine (**42**) considèrent, d'autre part, que les sucres favorisent l'apparition des anthocyanes.

Les trois derniers auteurs ont cultivé des plantes ou des organes de plantes dans des solutions riches en sucres et ont constaté, dans la majorité des cas, que le pigment rouge se développe très facilement et en grande quantité. Ces auteurs, se fondant sur les résultats de leurs expériences, ont conclu qu'il y a un rapport très étroit entre la quantité de

sucres et la formation du pigment anthocyanique dans les tissus des plantes.

En outre, Combes (9), dans le but d'établir la relation qui existe entre les anthocyanes et les composés hydrocarbonés, a dosé la quantité de sucres et de glucosides dans des organes verts et dans des organes rouges d'*Ampelopsis hederacea*, de *Rosa canina*, *Sorbus latifolia*, *Mahonia Aquifolium* et *Spiræa paniculata*; dans toutes ses analyses, l'auteur a trouvé que les organes rouges renferment une plus grande quantité de sucres et de glucosides que les mêmes organes lorsqu'ils sont verts. Il conclut de ses recherches que la production du pigment rouge, provoquée par des causes diverses, est accompagnée, dans tous les cas, d'une accumulation, dans les organes pigmentés, de composés hydrocarbonés solubles. Enfin l'auteur va plus loin et précise de la manière suivante le rôle de ces corps dans la formation de l'anthocyane.

« Puisque la formation de l'anthocyane, composé de nature glucosidique, est corrélative d'une augmentation des glucosides totaux, il paraît logique de supposer que cette substance ne se forme pas aux dépens de glucosides préexistants, mais qu'elle se constitue plutôt de toutes pièces ; c'est à sa formation que doit être rapportée, au moins en partie, l'augmentation qui se produit dans l'ensemble des glucosides. »

Rosé (43), dans un travail plus récent, s'est occupé de l'évolution des sucres et des glucosides au cours de la formation des anthocyanes dans les fleurs de *Cobæa scandens*.

Cet auteur, en dosant les sucres réducteurs et non réducteurs et les glucosides, a trouvé une grande quantité de sucres dans les fleurs en voie de pigmentation (fleur violet pâle) ; cette quantité est de 28^{gr},880 pour 100 grammes de substance sèche ; dans les fleurs au même stade, les glucosides font totalement défaut. Dans les fleurs fortement colorées, les sucres diminuent jusqu'à 14^{gr},104, et les glucosides apparaissent de toutes pièces, montant jusqu'à 2^{gr},613 pour 100 grammes de substance sèche. Rosé conclut de ses recherches de la même manière que R. Combes :

« Puisque la formation de l'anthocyane, composé de nature glucosidique, est corrélative d'une apparition de glucosides

dans la fleur, on doit admettre que ce pigment ne se forme pas aux dépens de glucosides préexistants, mais qu'il se constitue de toutes pièces, et que c'est à sa formation qu'est due la quantité totale des glucosides qui existent dans la fleur pigmentée. »

Nos expériences sur le Sarrasin et le Blé ont confirmé, en ce qui concerne les quantités de sucres, les résultats trouvés par Rosé avant et après la pigmentation des fleurs; au contraire, il y a discordance entre ses résultats et les nôtres, relatifs aux glucosides. Nous avons toujours mis en évidence des quantités importantes de glucosides dans les organes étiolés, et ce désaccord nous a incité à reprendre les dosages de ces corps dans les fleurs non encore colorées de *Cobæa scandens*.

Dans une note (**19**) antérieure, nous avons démontré, en donnant tous les détails de notre procédé d'analyse, que les fleurs incolores de *Cobæa scandens* contiennent des glucosides en quantités importantes, différant à peine de celles qui existent dans les fleurs colorées. Les résultats négatifs de Rosé tiennent sans doute à la méthode d'extraction qu'il a employée.

D'autre part, Pierre Dangeard (**10**), en examinant au microscope des jeunes feuilles de Rosier, arrive à la constatation que l'anthocyane ne se forme pas de toutes pièces. Il conclut ainsi : « Les résultats de nos recherches ne nous permettent pas d'admettre un mode de formation de l'anthocyane qui aurait lieu par deux procédés, l'un direct, l'autre indirect, puisque nous avons montré que l'anthocyane ne se forme jamais de toutes pièces. Cette substance apparaît dans le vacuome, à la suite des composés phénoliques, et son élaboration est probablement liée d'une façon très intime aux transformations de ces derniers corps, qui sont si fréquents dans les vacuoles des végétaux. »

Si nous revenons à l'étude du rapport des sucres et des glucosides pendant la formation de l'anthocyane, nous constatons, d'accord avec Rosé, que l'apparition de ce pigment est toujours précédée, *dans nos expériences*, *d'une accumulation de sucres réducteurs et non réducteurs. Puis*, *ultérieure-*

ment, dans les tissus, la quantité des sucres solubles diminue à mesure que la pigmentation s'accentue.

Michel-Durand (**29**), dans un travail sur la variation des substances hydrocarbonées dans les feuilles, a constaté le même fait. Chez les feuilles d'*Ampelopsis*, cet auteur a trouvé que le maximum de teneur en sucres réducteurs et non réducteurs correspond au début de la coloration rouge de ces organes; à l'époque où le pigment rouge commence à apparaître, ces sucres diminuent rapidement.

Kurt Noack (**40**) a publié tout récemment un mémoire dans lequel il examine les diverses opinions émises sur le rôle que peuvent jouer les sucres dans la formation de l'anthocyane. Il conteste le rôle que les auteurs antérieurs ont plus ou moins attribué aux sucres dans la formation de l'anthocyane.

Enfin, Victor Grafe (**14**) émet l'opinion que les sucres seuls ne suffisent pas à la formation de l'anthocyane, mais qu'il faut aussi d'autres matériaux dans la cellule pour que le pigment puisse se constituer. Il affirme que, dans les points végétatifs des plantes, les phénomènes chimiques donnent naissance à des acides, tandis que le résultat des transformations des hydrates de carbone déposés comme réserves est toujours la formation du sucre. Le produit de condensation de ces deux types de corps constitue un *chromogène*, qui, par une légère modification moléculaire, produit un *groupe chromophore*, une *anthocyane*. Il ajoute ensuite : « Cette condensation des sucres et des acides représente certainement une matière de réserve transitoire, analogue à l'amidon de transition dont les composants trouvent d'autres emplois dans la constitution des tissus. »

Telles sont les opinions courantes admises actuellement sur le rôle que peuvent jouer les sucres dans la formation de l'anthocyane; à notre tour, *nous constatons dans nos expériences que la diminution progressive des sucres, concomitante à la formation croissante des anthocyanes, indique un rapport étroit entre ces deux catégories de substances.*

3. *Amidons.* — Chez le Sarrasin, l'amidon suit la même évolution que les sucres, c'est-à-dire la quantité de ce corps diminue à mesure que les plantules se colorent et que se forme

l'anthocyane. De 20^{gr},043 dans les plantules étiolées, l'amidon tombe à 7^{gr},068 dans les plantules rouges, perte 12^{gr},975.

Pour le Blé les choses se passent autrement : l'amidon est en plus grande quantité chez les plantules rouges que chez les étiolées. De 14^{gr},715 la quantité de ce corps dans les plantules étiolées monte à 16^{gr},234 dans les rouges, par conséquent il y a une augmentation de 1^{gr},519 qui s'est produite dans deux jours d'exposition à la lumière. Une augmentation de ce genre s'est produite dans toutes nos expériences sur le Blé.

Comment peut-on s'expliquer ce résultat? L'augmentation de l'amidon chez les plantules rouges peut provenir de deux sources : 1° le contenu du grain n'est pas épuisé ; nous l'avons constaté, même dans les plantules rouges qui avaient été replacées pendant plusieurs jours à l'obscurité. Ce contenu est constitué en grande partie par des sucres résultant de la transformation de l'amidon lors de la germination ; ces sucres passent dans la tige et peuvent redonner de l'amidon ; 2° les plantules, exposées à la lumière, développent leurs feuilles très rapidement, comme nous l'avons déjà vu ; ces feuilles ont une assimilation énergique, et les produits fabriqués dépassant les besoins de la plante, il s'y forme des réserves transitoires sous forme d'amidon, qui vient s'ajouter au précédent. En somme, il y a surabondance de production de substances hydrocarbonées qui se déposent momentanément sous forme d'amidon, d'où augmentation de cette substance dans les plantules rouges.

Les recherches quantitatives faites sur l'évolution de l'amidon pendant la germination des graines sont encore peu nombreuses. Les dosages exécutés jusqu'à présent montrent cependant que l'amidon diminue progressivement à mesure que la germination avance. L'exemple du Sarrasin rentre parfaitement dans le cadre de cette évolution.

Cette disparition de l'amidon peut s'expliquer de la façon suivante. Les grains d'amidon ont disparu pendant la germination. Toutes les substances de réserve qu'ils contenaient ont émigré dans les deux cotylédons et dans l'axe hypocotylé. Ces cotylédons, quoique verts, sont très petits, et leur

pouvoir d'assimilation très faible. La plante est donc contrainte, pour son ravitaillement, d'utiliser ses réserves, c'est-à-dire de consommer son amidon

Le Blé se comporte autrement, sans doute pour les raisons que nous avons données plus haut.

4. *Celluloses.* — Cette catégorie de substances évolue de la même manière, et très régulièrement, chez les deux espèces étudiées.

Dans l'une ainsi que dans l'autre, la quantité de celluloses augmente chez les plantules rouges.

Pour le Sarrasin, la quantité de ces substances, dans les plantules étiolées, est de $1^{gr},752$; elle s'élève à $1^{gr},940$ dans les plantules rouges, donc une augmentation de $0^{gr},184$.

Pour le Blé, cette quantité monte de $0^{gr},407$ à $1^{gr},468$, augmentant ainsi de $1^{gr},061$. Dans ce dernier cas, comme on le voit, l'augmentation est considérable. On sait que les celluloses, au point de vue chimique, sont des polysaccharides dont la molécule est très condensée et constituent, au point de vue anatomique, la partie particulièrement résistante de la membrane cellulaire. Il est très facile d'expliquer la formation abondante de ces substances chez les plantules rouges. Les celluloses peuvent provenir des sucres dont la molécule est moins condensée et dont on constate la diminution dans les organes devenus rouges.

Notons ici que nous ne comptons pas comme celluloses les substances auxquelles on donne le nom d'*hémicelluloses*, parce que ces dernières sont facilement hydrolysables et ont été, par conséquent, dosées avec les amidons. C'est peut-être même là une cause qui s'ajoute à celles que nous avons déjà indiquées, pour expliquer l'augmentation de l'amidon dans les plantules rouges de Blé.

Les celluloses se sont donc formées, en plus grande quantité, dans les plantules exposées à la lumière ; elles ont contribué à développer davantage les tissus de soutien, fait qui se manifeste extérieurement par une vigueur plus grande des tiges.

Mentionnons, en outre, l'analogie qui existe entre l'augmentation des glucosides et celle des celluloses. Ces deux caté-

gories de substances ont une évolution parallèle dans le phénomène de rougissement des plantules.

En résumé, la comparaison entre les plantules étiolées et les plantules rouges conduit aux résultats suivants :

La teneur en glucosides anthocyaniques et en celluloses augmente quand les plantules deviennent rouges ; celle des sucres réducteurs, des sucres non réducteurs et des amidons, diminue au contraire considérablement pendant la formation du pigment rouge.

La proportion des sucres totaux diminue aussi chez les plantules pendant le phénomène du rougissement ; toutefois cette diminution de la quantité des sucres totaux n'est pas due seulement à la formation du pigment anthocyanique, mais aussi à une série d'autres processus vitaux qui se produisent quand les plantules sont exposées à la lumière.

IV

DOSAGE DES GLUCOSIDES ET DES AUTRES COMPOSÉS HYDROCARBONÉS DANS LES PLANTULES ROUGES REPLACÉES A L'OBSCURITÉ

Au moment où nous avons commencé les analyses sur les plantules colorées dont nous avons parlé plus haut, nous avons remis à l'obscurité, dans une chambre noire, une série de plantules rouges de Sarrasin et de Blé de Bordeaux, qui provenaient de la même culture que celles sur laquelle nous avons fait porter nos analyses. Dans cette obscurité complète, les plantules étant régulièrement arrosées, l'assimilation chlorophyllienne faisait complètement défaut et les plantes étaient obligées de consommer la réserve des substances accumulées dans leurs tissus.

Nous avons énoncé d'une manière générale les modifications extérieures que les plantules subissent pendant leur séjour à l'obscurité. Nous allons maintenant donner les résultats de l'étude détaillée des plantules, faite chaque jour.

Examinons d'abord le cas du Sarrasin. Cette plante présente les phénomènes suivants quand elle est remise à l'obscurité : dans les premiers jours, les axes hypocotylés commencent à s'allonger, et la couleur rouge vif qui y était localisée devient d'un rouge noirâtre. Après six à sept jours, les plantules ont allongé beaucoup leurs axes, et leur coloration est devenue rouge pâle. Au bout de quinze jours d'obscurité, les plantules ont continué à s'accroître, mais leur coloration a disparu à peu près totalement ; la base seule de l'axe hypocotylé a conservé encore une faible coloration rouge noirâtre.

L'obscurité étant prolongée vingt jours, les plantules ont alors commencé à souffrir, et elles sont mortes deux jours après.

On n'a jamais constaté une migration du pigment rouge dans les parties jeunes supérieures qui se formaient et res-

taient complètement étiolées. On a observé, au contraire, que la disparition du pigment se propageait de haut en bas ; c'est pour cela qu'au bout de quinze jours d'obscurité la base seule de la tige gardait une faible coloration.

Dans ces conditions, les plantes n'ont jamais produit de nouvelles feuilles, et elles conservaient les deux cotylédons verts.

Pour le Blé, les choses se passent un peu différemment. Les tiges s'allongent relativement peu, et il se forme de nouvelles feuilles. Le pigment disparaît beaucoup plus vite que chez le Sarrasin. Dans les premiers jours d'obscurité, la coloration rouge violet foncé des tigelles devient d'un rouge pur ; après huit à dix jours, le pigment ne persiste plus que comme une faible coloration rouge; enfin, après quinze jours, la coloration disparaît à peu près complètement; seule persiste encore une faible teinte rougeâtre qui disparaît totalement au bout de vingt jours d'obscurité. Cette transformation du pigment se passe seulement dans l'épiderme de la tige; les feuilles, qui, au moment de la remise des plantules rouges à l'obscurité, étaient vertes, perdent leur chlorophylle, et les feuilles nouvelles poussent étiolées pendant le séjour à l'obscurité. Après vingt à vingt-cinq jours d'obscurité, les plantules de Blé présentent des tiges couvertes d'un épiderme brunâtre et de longues feuilles étiolées.

C'est sur ces plantules, telles que nous venons de les décrire, que nous avons fait porter des dosages successifs à quelques jours d'intervalle, comme nous le verrons pour chaque série d'expériences.

Première série.

Analyses faites après six jours à l'obscurité.

Les glucosides anthocyaniques, retirés des plantules rouges qui ont séjourné six jours à l'obscurité, obtenus sous forme de sel plombique, présentent une coloration verte moins intense que celle des glucosides obtenus des plantes rouges qui nous ont servi comme témoins. Après l'hydrolyse à l'auto-

clave, ces glucosides donnent pour le Sarrasin une coloration rouge très foncée, et pour le Blé, une coloration d'un jaune pur.

Voici les résultats détaillés de cette série d'expériences. Les nombres sont rapportés à 100 grammes de substance fraîche et à 100 grammes de substance sèche :

	SARRASIN.				BLÉ.			
	Rouge à la lumière.		Rouge 6 jours à l'obscurité.		Rouge à la lumière.		Rouge 6 jours à l'obscurité.	
	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche	100 gr. substance sèche.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Glucosides anthocyaniques...	0.292	*2.471*	0,097	*1.750*	0,194	*1,943*	0,048	*0,423*
Sucres réducteurs..........	0,684	*5,608*	0,240	*4,326*	0.540	*5,397*	0.862	*7,558*
Sucres non réducteurs.......	0.086	*0,734*	0,015	*0,279*	0,108	*1,079*	0,120	*1,052*
Amidons....................	2.256	*19.086*	0,486	*8.700*	1 626	*16,234*	1,802	*15,795*
Celluloses.................	0 103	*0,876*	0,068	*1.228*	0.146	*1,468*	0,249	*2,186*
Sucres totaux..........	3,421	*28,775*	0,907	*16,283*	2,614	*26.121*	3,081	*27,014*

Analyses faites après dix jours à l'obscurité pour le Blé et quinze jours pour le Sarrasin.

Les glucosides anthocyaniques retirés des plantules à peu près complètement décolorées ont, sous forme de sel plombique, une coloration presque jaune. Après l'hydrolyse, ces glucosides présentent, pour le Sarrasin, une coloration noirâtre et, pour le Blé, une coloration brunâtre.

Les résultats suivants nous montrent les modifications subies dans la quantité des glucosides et des autres substances hydrocarbonées pendant l'obscurité :

	GLUCOSIDES antho-cyaniques.	SUCRES réducteurs.	SUCRES non réducteurs.	AMIDONS.	CELLULOSES.	SUCRES totaux.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Sarrasin rouge à l'obscurité 15 jours :						
100 grammes substance fraîche	0,022	0,213	0,000	0,524	0,103	0,862
100 grammes substance sèche	*0,363*	*3,414*	0,000	*8,383*	*1,654*	*13,814*
Blé rouge à l'obscurité 10 jours :						
100 grammes substance fraîche	0,032	0,880	0,075	1,406	0,446	2,839
100 grammes substance sèche	*0,323*	*8,888*	*0,762*	*14,200*	*4,503*	*28,676*

Les nombres de ce tableau nous permettent de faire les constatations suivantes :

1° *La quantité des glucosides anthocyaniques par rapport aux autres composés hydrocarbonés est inférieure à celle des sucres réducteurs, des amidons et des celluloses ;*

2° *La quantité de ces corps diminue sensiblement à l'obscurité; cette diminution s'accentue au fur et à mesure que se prolonge le séjour des plantules à l'abri de la lumière.*

Ces deux séries d'expériences ont été faites au mois de septembre; la température de la chambre noire ne différait pas beaucoup de la température extérieure, et les variations, de part et d'autre, étaient très faibles.

Nous avons cependant voulu vérifier si ces faibles variations de température pouvaient avoir une certaine influence dans la disparition des glucosides anthocyaniques; nous avons donc fait une série d'expériences à une température constante, au mois de février pour le Blé et au mois de mars pour le Sarrasin. Au début, les plantes furent placées à l'obscurité, dans une chambre noire maintenue à une température à peu près constante de 24° à 25°; elles y restèrent une semaine. Dans ces conditions, les plantules se développèrent étiolées. Elles furent ensuite mises dehors à la lumière, susceptibles de recevoir du soleil ; la température extérieure

est évidemment très variable à cette époque; au mois de février, elle a passé de 6° à 8° le matin à 19° vers deux heures de l'après-midi pour descendre à 9° à six heures du soir ; pendant la nuit, la température s'abaissait à 5° environ. Au mois de mars, la température était d'environ 14° le matin, 24° à 26° à deux heures, 18° à 20° à six heures du soir et, la nuit, descendait à 9° ou 10°. C'est seulement pendant leur exposition à la lumière que les plantules ont subi ces variations de température.

Pour obtenir un rougissement suffisamment intense, l'exposition à la lumière a été prolongée pendant quatre jours.

Dans ces conditions, les plantules de Blé ont développé leur pigmentation beaucoup plus abondamment qu'en automne; au contraire, la croissance des feuilles était très ralentie. Chez le Sarrasin, le rougissement des plantules se faisait aussi bien en été qu'en automne.

Les plantes devenues rouges furent alors placées de nouveau dans la chambre noire, où pendant tout leur séjour la température resta constamment à 24°.

Nous donnons ici un tableau d'ensemble qui montre la disparition des glucosides anthocyaniques par rapport aux autres composés hydrocarbonés. Les plantes témoins sont celles qui ont rougi à la lumière et à la température basse du printemps; nous les comparons aux plantules qui, après leur nouveau séjour à l'obscurité, ont perdu leur pigment rouge à la température relativement élevée et toujours constante de la chambre noire. Les dosages ont été faits progressivement après sept jours, dix jours, seize jours d'obscurité pour le Sarrasin, et huit jours, dix-neuf jours et vingt-cinq jours pour le Blé.

Pour restreindre le tableau, nous avons noté les poids qui se rapportent seulement à 100 grammes de substance sèche.

Expérience de mars. *Expérience de février.*

	SARRASIN ARGENTÉ.				BLÉ DE BORDEAUX.			
	Rouge à la lumière.	Obscurité 7 jours.	Obscurité 10 jours.	Obscurité 16 jours.	Rouge à la lumière.	Obscurité 8 jours.	Obscurité 19 jours.	Obscurité 25 jours.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Glucosides anthocyaniques.	2.494	1,660	1,200	0,722	2.550	0.863	0,605	0,380
Sucres réducteurs	9,506	5,826	2.123	1,305	8,778	2,734	1,445	1,212
Sucres non réducteurs...	1,469	0,900	0,327	0 000	1,724	0.538	0,000	0,000
Amidons................	11,105	9,102	8,860	7,291	19,888	13,831	13.155	11,481
Celluloses	1,577	2,463	2,693	1,868	2,302	3,398	2,831	1,537
Sucres totaux...........	26,151	19,951	15,203	11,096	35,242	21,364	18,036	14.610

Les nombres de ce tableau et ceux des tableaux précédents nous permettent de faire les constatations suivantes :

1. *Glucosides anthocyaniques.* — Ces corps, dans toutes les expériences, diminuent, indépendamment des variations de température, d'une manière sensible et progressive avec la prolongation du séjour des plantules à l'obscurité.

Chez le Sarrasin et dans la première série d'expériences, faite en automne, quand il y avait de faibles variations de température, la quantité des glucosides dans les plantules rouges tombait de $2^{gr},471$ à $1^{gr},750$ après six jours d'obscurité et enfin à $0^{gr},363$ après quinze jours ; donc une perte de $2^{gr},108$ pour ces corps.

Dans la seconde série, — expériences faites au printemps et à la température constante, — il y avait une diminution de ces corps de $2^{gr},494$ à $1^{gr},660$ après sept jours, à $1^{gr},200$ après dix jours et enfin à $0^{gr},722$ après seize jours d'obscurité ; donc une perte de $1^{gr},772$.

Chez le Blé, nous constatons dans la première série que la quantité des glucosides est représentée par $1^{gr},943$ dans les plantules rouges, et seulement par $0^{gr},423$ après six jours d'obscurité et $0^{gr},323$ après dix jours, donc une perte de $1^{gr},620$. Dans la seconde série, les résultats sont les mêmes : de $2^{gr},550$ la quantité des glucosides tombe à $0^{gr},863$ après huit jours, à $0^{gr},605$ après dix-neuf jours et enfin à $0^{gr},380$ après vingt-cinq jours d'obscurité : perte totale de $2^{gr},170$.

Nous pouvons remarquer, en outre, que le contenu en glucosides anthocyaniques diminue plus rapidement pendant les six à sept premiers jours d'obscurité. Ensuite la disparition se fait très lentement jusqu'à la mort des plantules. Cette diminution brusque des glucosides correspond d'ailleurs avec les changements de couleur des plantules qui se produisent très manifestement dans les premiers jours d'obscurité.

Ajoutons que, si la diminution est considérable, il n'y a jamais disparition complète et totale de ces corps, même quand les plantules commencent à dépérir.

2. *Sucres réducteurs.* — Cette catégorie de corps évolue d'une manière différente suivant les conditions d'expérience et suivant l'espèce.

Chez le Sarrasin, dans la première aussi bien que dans la seconde série, les sucres réducteurs diminuent de la même façon que les glucosides par le séjour à l'obscurité. Dans la première série, ils tombent de $5^{gr},826$ chez les plantules rouges à $4^{gr},326$ après six jours et enfin à $3^{gr},414$ après quinze jours d'obscurité : il y a donc une perte de $2^{gr},194$.

Dans la seconde série ils diminuent de $9^{gr},506$ à $5^{gr},826$ après sept jours d'obscurité, à $2^{gr},123$ après dix jours et à $1^{gr},305$ après seize jours d'obscurité : perte $8^{gr},201$. Cette perte est beaucoup plus grande que dans la première série; cela tient à ce que la température de 24° plus élevée et toujours constante a favorisé davantage les processus chimiques de combustion qui se passent dans la plante.

Le Blé présente des variations dans l'évolution des sucres réducteurs. Dans la première série, ces corps varient d'une manière inverse que chez le Sarrasin. Au lieu de constater une diminution, nous remarquons une augmentation graduelle de ces corps avec la prolongation du séjour des plantules à l'obscurité. De $5^{gr},397$ la quantité des sucres monte à $7^{gr},558$ après six jours, puis à $8^{gr},888$ après dix jours d'obscurité : donc une augmentation de $3^{gr},491$.

En tenant compte des conditions des expériences, on pouvait s'attendre à un résultat contraire. Alors quelle est l'explication de cette contradiction apparente?

Rappelons que cette série d'expériences a été faite au mois de septembre. La culture des plantules étiolées, puis leur rougissement à la lumière et enfin leur nouveau séjour à l'obscurité se sont passés à la température ambiante qui était peu élevée. Les phénomènes vitaux avaient alors une faible intensité.

D'autre part, les grains de Blé n'avaient pas perdu complètement leurs réserves même à la fin des expériences qui n'avaient eu qu'une durée relativement courte, dix jours. On constatait en effet que les grains, restés adhérents aux plantules, renfermaient encore une quantité notable de sucres dans leurs tissus.

Dans ces conditions de végétation, les plantules puisent leurs sucres dans les grains qui les leur fournissent en abondance. La production des sucres surpasse même les besoins de consommation de la plante. D'où l'augmentation signalée dans la proportion de ces corps. A la formation de cet excès de sucres réducteurs peuvent aussi contribuer les sucres non réducteurs et l'amidon, qui disparaissent en partie dans les tiges des plantules maintenues à l'obscurité, comme nous allons le voir plus bas.

Dans la seconde série d'expériences, nous constatons que les sucres évoluent de la même manière que chez le Sarrasin. Ils diminuent sensiblement et progressivement avec le séjour des plantules à l'obscurité. De $8^{gr},778$, la quantité de ces substances tombe très rapidement à $2^{gr},734$ après huit jours, puis à $1^{gr},445$ après dix-neuf jours et enfin à $1^{gr},212$ après vingt-cinq jours d'obscurité. On voit que la diminution totale est de $7^{gr},566$.

Rappelons que, dans cette série, les germinations étiolées ont été faites dans une chambre noire à une température constante et élevée, de 24° environ, pendant une semaine. Pendant ce temps, les grains avaient presque totalement perdu leur contenu. Quand ces plantules, devenues rouges à la lumière, ont été replacées à l'obscurité dans la même chambre noire, nous avons constaté que les grains étaient ridés et complètement dépourvus de substances de réserve. Comme, à l'obscurité et toujours à une température constante

de 24°, les phénomènes vitaux étaient fortement accélérés, il y avait une active consommation, qui aboutissait à un appauvrissement en sucres réducteurs, fait qui correspond parfaitement avec la disparition graduelle de ces corps, mise en évidence par nos dosages.

3. *Sucres non réducteurs.* — Cette catégorie de sucres évolue d'une manière très régulière et très constante quand les plantules rouges sont replacées à l'obscurité. Ces sucres diminuent progressivement et finissent par disparaître complètement des tissus quand l'obscurité est prolongée assez longtemps.

Chez le Sarrasin, dans la première série d'expériences, ces sucres passent très rapidement de $0^{gr},734$ à $0^{gr},240$ après six jours, pour disparaître totalement après quinze jours d'obscurité. Dans la seconde série, même phénomène : de $1^{gr},469$ la quantité tombe à $0^{gr},900$ après sept jours, à $0^{gr},327$ après dix jours pour disparaître définitivement au bout de seize jours d'obscurité.

Chez le Blé, ces sucres diminuent aussi. Dans la première série, leur quantité tombe de $1^{gr},079$ à $1^{gr},052$ après six jours, à $0^{gr},762$ après dix jours d'obscurité. Dans la seconde série où les expériences se prolongent vingt-cinq jours, ces corps diminuent progressivement de $1^{gr},729$ à $0^{gr},538$ après huit jours d'obscurité et ont complètement disparu au bout de dix-neuf jours.

4. *Amidons.* — Les amidons évoluent de la même manière et dans le même sens pour les deux espèces de plantes. Ces corps diminuent progressivement dans les plantules remises à l'obscurité.

Chez le Sarrasin, et pour la première série d'expériences, les amidons tombent de $19^{gr},086$ à $8^{gr},700$ après six jours d'obscurité, diminuant ainsi de plus de moitié. La variation devient ensuite très faible, car, après quinze jours, la quantité est encore de $8^{gr},383$. Il y a donc en totalité, dans cet intervalle, une diminution de $10^{gr},703$.

Dans la seconde série, la variation du contenu en amidon se produit de la même façon. De $11^{gr},105$, la quantité devient $9^{gr},102$ après sept jours d'obscurité, $8^{gr},860$ après dix jours

et 7gr,201 après seize jours d'obscurité : perte totale, 3gr,904. Dans cette série, la diminution est moindre que dans la première.

Chez le Blé, dans la première série, on constate que la quantité des amidons tombe de 16gr,234 à 15gr,795 après six jours d'obscurité, à 14gr,200 après dix jours, c'est-à-dire que la perte est de 2gr,134.

Dans la seconde série, la diminution est beaucoup plus importante que dans la première. De 19gr,888, la quantité d'amidon s'abaisse à 13gr,831 après huit jours, à 13gr,155 après dix-neuf jours, pour descendre à 11gr,481 après vingt-cinq jours d'obscurité. Il y a donc une perte de 8gr,407 dans cet intervalle.

En résumé, on constate que les amidons, indépendamment de l'espèce et des circonstances extérieures signalées, suivent la même voie d'évolution que les glucosides et les sucres non réducteurs, c'est-à-dire qu'ils diminuent toujours dans les tissus des plantes obligées de vivre dans des conditions anormales, comme c'est le cas de l'obscurité.

Les amidons, de même que les glucosides, ne disparaissent pas totalement des tissus, même quand les plantes meurent. Les dosages ont mis en évidence, même dans ce cas, des quantités encore assez importantes dans les organes morts.

5. *Celluloses.* — Cette catégorie de substances évolue tout à fait différemment des autres composés hydrocarbonés. Dans les premiers jours d'obscurité, les celluloses continuent à augmenter de poids dans les tissus, puis diminuent quand l'obscurité se prolonge plus longtemps. Les nombres des tableaux nous montrent ces variations.

Chez le Sarrasin, et dans la première série d'expériences, la quantité des celluloses est relativement petite dans les plantules rouges. Cette quantité de 0gr,876 monte à 1gr,228 après six jours, pour arriver à 1gr,654 après quinze jours d'obscurité : donc une augmentation de 0gr,778.

Dans la seconde série, quand les conditions de température sont plus élevées et l'expérience prolongée plus longtemps, nous constatons que les celluloses augmentent aussi très rapidement dans les premiers jours, mais diminuent dans les

derniers. De 1gr,577 elles montent à 2gr,463 après sept jours d'obscurité pour arriver à 2gr,693 après dix jours, donc une augmentation de 1gr,116 après seize jours d'obscurité; elles tombent de 2gr,693 à 1gr,868, donc une perte de 0gr,825 pendant ces dix derniers jours.

Chez le Blé, nous constatons les mêmes résultats que chez le Sarrasin.

Dans la première série, les celluloses augmentent de 1gr,468 à 2gr,186 après six jours, à 4gr,503 après dix jours d'obscurité, donc une augmentation très appréciable de 3gr,035.

Dans la seconde série, ces substances montent de 2gr,302 à 3gr,398 après huit jours d'obscurité ; augmentation de 1gr,096; après dix-neuf jours, les celluloses tombent à 2gr,831 pour s'abaisser à 1gr,537 après vingt-cinq jours d'obscurité. Il y a donc une perte totale de 1gr,861 dans ces dix-sept derniers jours d'obscurité.

Les résultats de nos expériences mettent toujours en évidence une augmentation de celluloses dans les premiers jours d'obscurité. Cette augmentation correspond parfaitement aux phénomènes de croissance que subissent les plantules pendant cette période. De nouveaux tissus se forment qui allongent les plantules et qui augmentent la quantité totale des celluloses. Quand l'obscurité se prolonge plus longtemps, les plantules ne s'allongent plus, faute de substances nécessaires à la croissance ; à l'obscurité prolongée, les dosages nous montrent, en effet, que les substances qui pourraient contribuer au développement des plantules commencent à s'épuiser et quelques-unes même à disparaître. Les plantules, dans ces conditions, attaquent leurs substances de réserve qui, seules, peuvent fournir leurs principes nutritifs immédiats. Les celluloses entrent dans cette catégorie de substances. Il est naturel alors de les voir diminuer.

6. *Sucres totaux.* — Quand les plantes rouges sont replacées à l'obscurité, la variation totale des sucres suit à peu près celle de chaque catégorie de sucres prise isolément.

Chez le Sarrasin, les sucres totaux diminuent progressivement et d'une manière constante avec le séjour des plantes

à l'obscurité, dans les deux séries d'expériences. Dans la première, la quantité de ces sucres chez les plantules rouges prises comme témoins est de 28gr,775 ; elle tombe à 16gr,283 après six jours et à 13gr,814 après quinze jours d'obscurité ; il y a donc une perte totale de 14gr,961 de sucres. Dans la seconde, les sucres totaux tombent de 26gr,151 à 19gr,951 après sept jours d'obscurité, à 15gr,203 après dix jours et enfin à 11gr,096 après seize jours d'obscurité ; il y a donc une perte de 14gr,948 de sucres, quantité sensiblement la même que dans la première série.

Chez le Blé, les sucres totaux augmentent légèrement dans la première série ; cette augmentation correspond à celle des sucres réducteurs, comme nous l'avons déjà expliqué. La quantité totale de ces sucres, dans les plantules témoins, monte de 26gr,121 à 27gr,014 après six jours, puis à 28gr,676 après dix jours d'obscurité ; donc une augmentation de 2gr,555 de sucre, augmentation qui est moindre que celle des sucres réducteurs.

Dans la seconde série, nous constatons, ainsi que pour le Sarrasin, une diminution progressive de la quantité totale des sucres. De 35gr,192, les sucres totaux tombent à 21gr,364 après huit jours d'obscurité, à 18gr,036 après dix-neuf jours, pour arriver à 14gr,610 après vingt-cinq jours d'obscurité. Il y a donc une perte totale de 20gr,582. Ici nous ne sommes plus dans les conditions exceptionnelles de la première série; aussi les choses se passent-elles normalement, comme chez le Sarrasin.

Par conséquent nous constatons à l'obscurité une perte de sucres totaux, perte qui s'explique très facilement par les conditions anormales d'existence dans lesquelles se trouvent les plantes.

Résumé. — Pour mieux comprendre la relation étroite qui existe entre les glucosides flavoniques et anthocyaniques, et les autres composés hydrocarbonés à différents stades de développement des plantes et dans diverses circonstances : plantes étiolées, plantes colorées à la lumière et enfin plantes décolorées à l'obscurité, nous ajoutons à la dernière série d'expériences les dosages faits sur les plantules étiolées dont

	SARRASIN ARGENTÉ.					BLÉ DE BORDEAUX.				
	Étiolé.	Rouge vif.	Rouge noirâtre obscurité 7 jours.	Faiblement rouge obscurité 10 jours.	Décoloré obscurité 16 jours.	Étiolé.	Rouge. violacé.	Rouge obscurité 8 jours.	Faiblement rouge obscurité 19 jours.	Décoloré obscurité 25 jours.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Glucosides flavoniques et anthocyaniques.	2,001	2,494	1,660	1,200	0,722	2,259	2,550	0,863	0,605	0,380
Sucres réducteurs	15,854	9,506	5,826	2,123	1,305	13,752	8,778	2,734	1,445	1,212
Sucres non réducteurs..................	2,451	1,469	0,900	0,327	0,000	2,701	1,724	0,538	0,000	0,000
Amidons	23,872	11,105	9,102	8,860	7,201	7,711	19,888	13,831	13,155	11,481
Celluloses	1,154	1,577	2,463	2,693	1,868	1,370	2,302	3,398	2,831	1,537
Sucres totaux........................	45,332	26,151	19,951	15,203	11,096	27,793	35,242	21,364	18,036	14,610

nous exposons les résultats dans un tableau d'ensemble. Les nombres de ce tableau (p. 366) sont rapportés à 100 grammes de substance sèche.

L'examen des nombres de ce tableau met en évidence les conclusions suivantes :

1° *Glucosides flavoniques et anthocyaniques.* — Les glu-

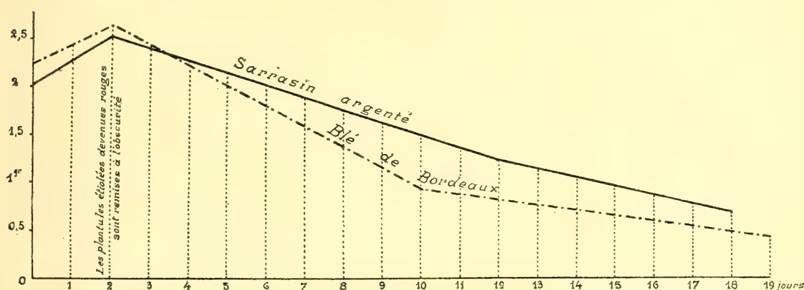


Fig. A. — Glucosides flavoniques et anthocyaniques.
——— Sarrasin argenté. —·—·— Blé de Bordeaux.

cosides flavoniques se trouvent en quantité appréciable dans les plantules étiolées.

Ils se transforment partiellement ou totalement en glucosides anthocyaniques lorsque les plantules rougissent progressivement à la lumière, et il y a même augmentation de la quantité totale de glucosides. Ces composés disparaissent sensiblement à l'obscurité.

2° *Sucres réducteurs.* — La quantité des sucres réducteurs,

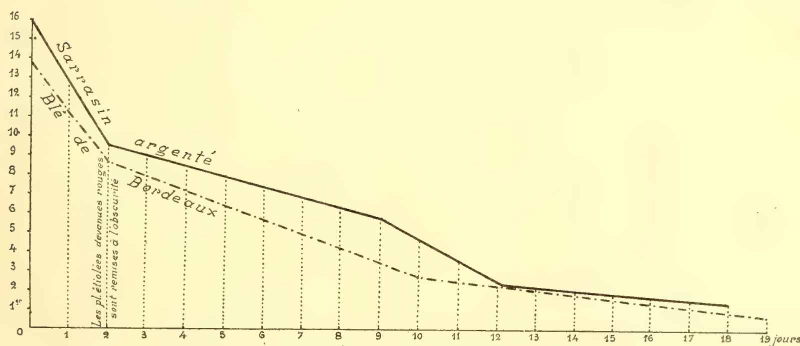


Fig. B. — Sucres réducteurs.
——— Sarrasin argenté. —·—·— Blé de Bordeaux.

considérable dans les plantes étiolées, diminue brusquement à mesure que les plantes rougissent à la lumière et continue

à diminuer encore quand les plantes sont replacées à l'obscurité.

3° *Sucres non réducteurs.* — Les sucres non réducteurs,

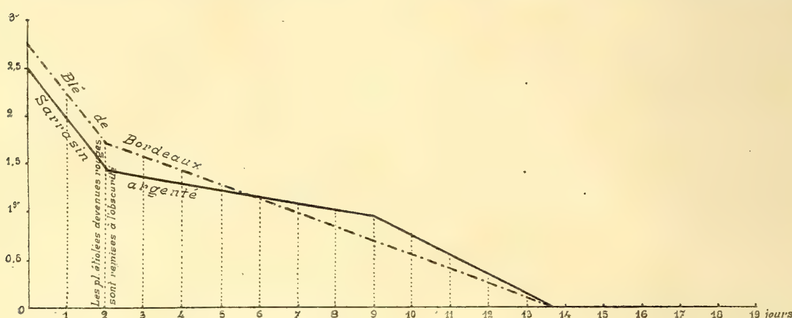


Fig. C. — Sucres non réducteurs.

——— Sarrasin argenté. —·—·— Blé de Bordeaux.

en quantité relativement faible dans les plantules étiolées, diminuent dans les plantes colorées à la lumière et disparaissent complètement par un nouveau séjour à l'obscurité.

4° *Amidons.* — Les variations de la quantité des amidons ne sont pas les mêmes pour les deux espèces étudiées.

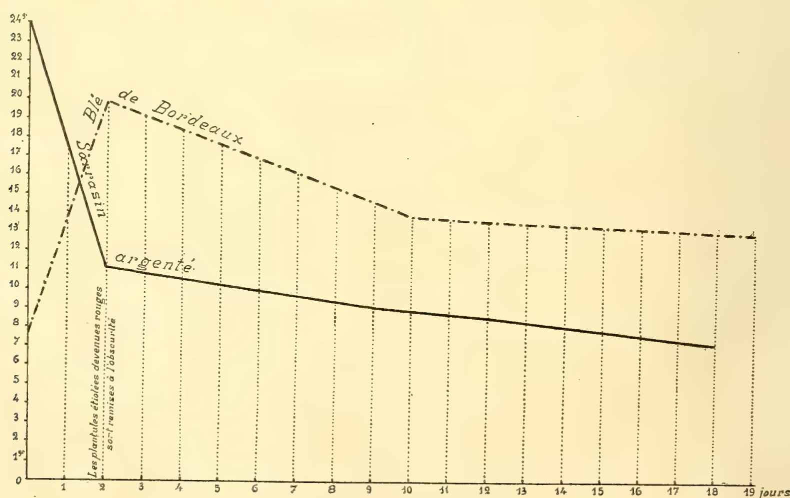


Fig. D. — Amidons.

——— Sarrasin argenté. —·—·— Blé de Bordeaux.

Chez le Sarrasin, les amidons évoluent absolument de la même façon que les sucres réducteurs, diminuant à la lumière et continuant à diminuer à l'obscurité.

Chez le Blé, les amidons suivent la même voie d'évolution que les glucosides : augmentation importante d'amidon dans les plantules rouges, diminution dans les plantules redevenues incolores à l'obscurité.

5° *Celluloses.* — Les celluloses, en petite quantité dans les plantules étiolées, augmentent dans celles qui se

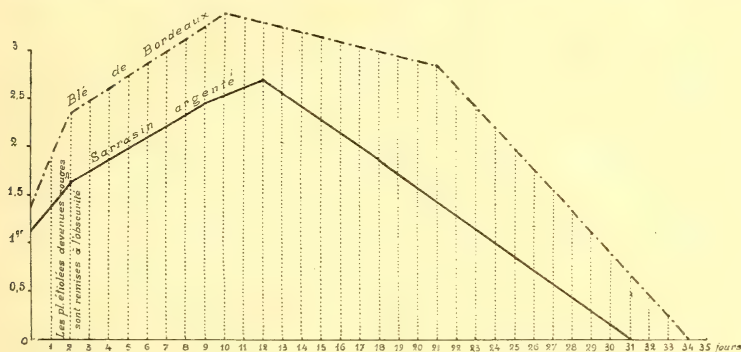


Fig. E. — Celluloses.
——— Sarrasin argenté. —·—·— Blé de Bordeaux.

pigmentent à la lumière. Cette augmentation continue à se produire pendant les premiers jours d'exposition à l'obscurité, mais est remplacée par une diminution, comme pour toutes les autres catégories de substances hydrocarbonées, quand le séjour à l'obscurité se prolonge.

6° *Sucres totaux.* — La règle générale est que la quantité totale des sucres diminue graduellement dans les plantules rouges et dans celles qui se décolorent à l'obscurité ; nous avons vu que, chez le Blé, il y a parfois une exception que nous avons expliquée ; la proportion augmente dans les plantules qui rougissent, mais finit toujours par diminuer sensiblement à l'obscurité.

Expériences supplémentaires sur des plantules après ablation des cotylédons et des racines.

Les expériences faites jusqu'à présent avec le Sarrasin ont été effectuées sur des plantules qui avaient tous leurs organes : racines, axe hypocotylé et cotylédons. Mais, comme

la présence de ces cotylédons verts peut modifier, par suite de l'assimilation, la teneur en composés hydrocarbonés pendant la formation de l'anthocyane, nous nous sommes proposés d'exécuter des expériences dans lesquelles on supprimerait les cotylédons. D'autre part, le système des racines, qui emploie une partie des substances hydrocarbonées à son développement, apporte aussi des changements dans la quantité de ces composés pendant la formation de l'anthocyane ; c'est pourquoi nous avons installé parallèlement aux expériences précédentes d'autres recherches dans lesquelles on supprime à la fois les cotylédons et les racines pour ne laisser que les axes hypocotylés, chez lesquels l'anthocyane se développe quand ils sont exposés au soleil.

1. — Plantules sans cotylédons.

Nous avons préparé pour ces expériences trois lots de germinations étiolées. Nous coupons alors les cotylédons dans ces trois lots ; puis, dans un premier lot, nous dosons immédiatement les glucosides et les autres composés hydrocarbonés. Les deux autres lots sont alors exposés à la lumière pour obtenir la formation d'anthocyane. Les plantules étaient cultivées dans des pots et arrosées de temps en temps. Par leurs racines, elles tiraient l'eau et les sels minéraux de la terre, de façon qu'elles restaient toujours fraîches. Les cotylédons n'existant plus, il n'y avait aucune assimilation, donc aucun apport de substances hydrocarbonées dans les axes hypocotylés, où l'anthocyane se formait. Au bout de deux jours d'exposition à la lumière, le pigment s'était très bien formé, et les plantules présentaient une teinte rouge vif.

Dans un de ces deux lots, nous avons alors dosé les glucosides et les autres substances hydrocarbonées, tandis que l'autre lot de plantules rouges était replacé à l'obscurité, où il fut laissé pendant six jours. Nous avons observé tous les jours les plantules pour voir les modifications extérieures qui s'y produisaient. A l'obscurité, les axes hypocotylés ne s'allongent plus, la coloration diminue, mais lentement. Au bout de cinq à six jours, la coloration rouge vif a disparu

complètement et a été remplacée par une coloration rouge noirâtre. Sur ces dernières plantules, nous avons alors exécuté les mêmes dosages que sur les lots précédents.

2. — Axes hypocotylés seuls.

D'autres expériences ont été faites parallèlement aux précédentes de la façon suivante :

Nous avons isolé les axes hypocotylés des plantules étiolées en coupant les racines et les cotylédons, et nous les avons alors partagés en trois lots.

Sur le premier lot, nous avons effectué de suite les mêmes dosages que dans la première série. Les plantes des deux autres lots ont été préparées comme il suit.

Nous les avons placées avec soin, de façon qu'elles ne soient pas trop serrées les unes contre les autres sur une tarlatane qui recouvrait un cristallisoir à peu près plein d'eau. Les cristallisoirs étaient placés sur une table exposée au soleil, et ils étaient recouverts par de hautes cloches, pourvues d'un orifice à leur sommet pour permettre le libre accès de l'air extérieur. De cette façon, les plantules n'étaient pas dans l'eau, mais les cloches placées sur les cristallisoirs leur assuraient une humidité suffisante les empêchant de se faner et leur permettaient de se conserver plusieurs jours, en bon état. Pendant les jours chauds de juillet et d'août pour éviter une température trop élevée à l'intérieur des cloches, on faisait couler sur ces cloches, à leur extérieur, un courant d'eau fraîche. Par ce dispositif, les plantules, quoique exposées à la lumière intense du soleil, ne souffraient pas d'une température trop élevée.

Ces plantes, qui n'avaient d'autres substances que celles qu'elles contenaient au moment de leur isolement, rougissaient normalement en deux jours aussi bien que des plantules conservées intactes. Il n'y avait, dans ces plantules, ni migration de substances provenant des cotylédons, ni apport d'eau absorbée par la racine. Après deux jours passés dans ces conditions, les plantules avaient une teinte d'un

rouge vif comme toutes les autres sur lesquelles nous avons expérimenté jusqu'à présent.

Au bout de ces deux jours, nous avons effectué les dosages habituels sur un des deux lots. En même temps, nous avons mis l'autre lot à l'obscurité. Sur ce dernier, les changements de coloration se sont produits à peu près comme dans le lot correspondant de notre première série d'expériences. Nous avons opéré deux dosages successifs : l'un sur une première portion du lot après trois jours d'obscurité et l'autre sur la seconde portion après six jours.

Les glucosides extraits des plantules décolorées à l'obscurité, précipités par l'acétate neutre de plomb, montrent un changement de coloration très caractéristique. La couleur de ces corps précipités n'est plus d'un vert foncé, comme c'est le cas pour les plantules rouges à la lumière ; cette coloration est d'un vert jaune assez marqué.

Après l'hydrolyse de ces glucosides à l'autoclave par l'acide sulfurique, la liqueur acide prend une coloration rouge noirâtre intense, tandis que la coloration de la liqueur des glucosides anthocyaniques provenant des plantules rouges à la lumière est d'un rouge franc.

Ces indications montrent que les glucosides ont subi des transformations dans leur nature chimique, quand les plantules ont été obligées de vivre à l'obscurité. D'autre part, les dosages dont nous indiquons les résultats ci-dessous mettront en évidence une diminution très prononcée de ces glucosides pendant le séjour des plantules à l'obscurité.

Première série d'expériences (15 juillet).

Dans ces expériences, nous avons fait porter nos dosages sur des plantules étiolées et des plantules rouges.

Dans une première expérience, les dosages ont été faits sur des échantillons auxquels nous avons enlevé les cotylédons ; dans la seconde, ces dosages ont été effectués sur les axes hypocotylés seuls.

1° *Plantules sans cotylédons.*

	GLUCOSIDES.	SUCRES réducteurs.	SUCRES non réducteurs.	AMIDONS.	CELLULOSES.	SUCRES totaux.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Sarrasin étiolé :						
100 grammes substance fraîche....	0,100	0,290	0,081	0,348	0,065	0,884
100 grammes substance sèche.....	*2,316*	*6,672*	*1,868*	*8,007*	*1,334*	*20,197*
Sarrasin rouge :						
100 grammes substance fraîche....	0,111	0,066	0,000	0,328	0,101	0,606
100 grammes substance sèche.....	*2,577*	*1,522*	0,000	*7,532*	*2,324*	*13,955*

2° *Axes hypocotylés seuls.*

	GLUCOSIDES.	SUCRES réducteurs.	SUCRES non réducteurs.	AMIDONS.	CELLULOSES.	SUCRES totaux.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Sarrasin étiolé :						
100 grammes substance fraîche....	0,104	0,634	0,051	0,411	0,088	1,288
100 grammes substance sèche.....	*2,446*	*14,914*	*1,208*	*9,665*	*2,072*	*30,305*
Sarrasin rouge :						
100 grammes substance fraîche....	0,084	0,159	0,034	0,380	0,074	0,731
100 grammes substance sèche.....	*2,411*	*4,575*	*1,000*	*10,951*	*2,411*	*21,348*

Cette série d'expériences a pour but de montrer les variations des glucosides et des autres composés hydrocarbonés pendant le rougissement des plantules opérées comme nous l'avons décrit plus haut.

Deuxième série d'expériences (13 août).

Des plantules rouges semblables à celles des expériences précédentes ont été replacées à l'obscurité, puis analysées :

1° *Plantules sans cotylédons.*

	GLUCOSIDES.	SUCRES réducteurs.	SUCRES non réducteurs.	AMIDONS.	CELLULOSES.	SUCRES totaux.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Sarrasin étiolé :						
100 grammes substance fraîche....	0,098	0,392	0,057	0,391	0,119	1,057
100 grammes substance sèche.....	*1,915*	*7,671*	*1,116*	*7,645*	*2,337*	*20,684*
Sarrasin rouge :						
100 grammes substance fraîche....	0,123	0,242	0,000	0,423	0,132	0,920
100 grammes substance sèche.....	*2,671*	*5,237*	0,000	*9,187*	*2,872*	*19,967*
Sarrasin rouge. 6 jours à l'obscurité :						
100 grammes substance fraîche....	0,038	0,144	0,000	0,298	0,090	0,570
100 grammes substance sèche.....	*0,832*	*3,122*	0,000	*6,844*	*1,953*	*12,751*

2° *Axes hypocotylés seuls.*

	GLUCOSIDES.	SUCRES réducteurs.	SUCRES non réducteurs.	AMIDONS.	CELLULOSES.	SUCRES totaux.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Sarrasin étiolé :						
100 grammes substance fraîche....	0,119	0,551	0,076	0,491	0,131	1,368
100 grammes substance sèche.....	*2,420*	*11,137*	*1,536*	*9,920*	*2,654*	*27,667*
Sarrasin rouge :						
100 grammes substance fraîche....	0,130	0,420	0,063	0,487	0,121	1,221
100 grammes substance sèche.....	*2,856*	*9,181*	*1,397*	*10,648*	*2,654*	*26,736*
Sarrasin décoloré. 6 jours à l'obscurité :						
100 grammes substance fraîche....	0,009	0,184	0,000	0,350	0,062	0,605
100 grammes substance sèche.....	*0,194*	*4,042*	0,000	*7,666*	*1,362*	*13,265*

Expériences de contrôle (2 septembre).

Les expériences suivantes ont été faites en partant des plantules rouges, dont les racines et les feuilles ont été coupées. Les axes hypocotylés rouges ont été mis à l'obscurité ; puis on en a fait deux dosages successifs après trois jours et six jours d'obscurité.

Axes hypocotylés seuls.

	GLUCOSIDES.	SUCRES réducteurs.	SUCRES non réducteurs.	AMIDONS.	CELLULOSES.	SUCRES totaux.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Sarrasin rouge :						
100 grammes substance fraîche....	0,224	0,475	0,098	0,640	0,085	1,522
100 grammes substance sèche.....	*2,931*	*6,207*	*1,293*	*8,362*	*1,120*	*19,913*
Sarrasin décoloré. 3 jours à l'obscurité :						
100 grammes substance fraîche....	0,012	0,413	0,087	0,723	0,105	1,340
100 grammes substance sèche.....	*1,316*	*4,194*	*0,888*	*7,334*	*1,064*	*14,796*
Sarrasin décoloré. 6 jours à l'obscurité :						
100 grammes substance fraîche....	0,022	0,309	0,041	0,522	0,054	0,948
100 grammes substance sèche.....	*0,260*	*3,614*	*0,484*	*6,110*	*0,633*	*11,101*

Les résultats consignés dans ces tableaux concordent, en général, avec ceux des expériences faites sur des plantules intactes de Sarrasin. Pourtant il y a de petites différences dont nous donnerons l'explication plus loin.

1. *Glucosides flavoniques et anthocyaniques.* — La quantité de ces corps chez les plantules étiolées ainsi coupées est à peu près la même que chez les plantules intactes. Cette quantité augmente dans les plantules rouges ; on y constate

même que l'augmentation est plus importante que chez les plantules rouges intactes. A l'obscurité, on constate le même phénomène que chez les plantules intactes. Les glucosides flavoniques et anthocyaniques diminuent sensiblement dans les plantules dont on a enlevé soit les cotylédons, soit à la fois la racine et les cotylédons. La diminution est beaucoup plus accentuée chez ces derniers sujets d'expériences.

2. *Sucres réducteurs et non réducteurs.* — Les premiers diminuent progressivement dans les plantules rouges et dans celles qui se décolorent à l'obscurité ; les seconds diminuent aussi dans ces plantules jusqu'à disparition complète.

3. *Amidons.* — Cette catégorie de corps évolue en général, dans ces dernières expériences, d'une manière un peu autre que dans les premières. On constate, en effet, que la quantité d'amidons augmente un peu dans les plantules rouges. Citons un exemple.

Dans l'expérience du 13 août, la quantité d'amidon, rapportée à 100 grammes de substance sèche, est de $7^{gr},645$ chez les plantules étiolées, à feuilles coupées, et elle monte à $9^{gr},187$ chez les plantules rouges ; augmentation : $1^{gr},542$. Chez les axes hypocotylés étiolés, la quantité de ces corps monte de $9^{gr},920$ à $10^{gr},648$ dans ceux devenus rouges ; augmentation : $0^{gr},728$.

Cette augmentation d'amidon par rapport aux plantes intactes, dans ces deux cas, trouve facilement son explication.

Les feuilles sont le siège des phénomènes les plus divers et les plus intenses : assimilation, respiration, transpiration, etc... Chez les jeunes plantes sur lesquelles nous expérimentons, ces feuilles sont représentées par les deux cotylédons verts. Ces phénomènes complexes se produisent avec une grande consommation d'amidons. Quand ils sont supprimés ou réduits dans leur intensité à la suite de la suppression des feuilles, la diminution des amidons l'est également, et même une augmentation peut se produire aux dépens des sucres, puisque nous avons vu que ces dernières substances diminuent sensiblement quand les plantes rougissent.

Lorsque les plantules rouges sont obligées de vivre à l'obscu-

rité, l'amidon diminue régulièrement et progressivement avec la prolongation du séjour dans ces conditions comme dans les premières expériences faites sur les plantules intactes.

4. *Celluloses.* — Ces substances ne se comportent pas tout à fait de la même manière que chez les plantules intactes. Quand les plantules étiolées sont mises à rougir, le phénomène est le même ; notons ce détail que, dans les plantes privées de leurs cotylédons seulement, l'augmentation est plus grande que chez celles qui sont réduites à leur axe hypocotylé. Mais, quand on replace à l'obscurité les échantillons soumis aux expériences, on ne constate plus, comme chez les plantules intactes, une augmentation des celluloses. Le fait est très expliquable ; les plantules privées soit de cotylédons seuls, soit de leurs cotylédons et de leurs racines à la fois, ne s'allongent plus ; il ne se forme plus dès lors de tissus cellulosiques nouveaux, et même les celluloses vont alors en diminuant comme les autres corps hydrocarbonés.

5. *Sucres totaux.* — En général, dans ces dernières expériences, la quantité des sucres totaux varie très peu chez les plantules étiolées et chez celles devenues rouges. On le voit surtout dans l'expérience du 13 août, où l'on constate que ces sucres diminuent seulement de $0^{gr},717$ chez les plantules rouges sans cotylédons et de $0^{gr},931$ chez les axes hypocotylés rouges. Ces très faibles différences tiennent au fait que les plantules sont dépourvues de cotylédons qui utilisaient une grande partie de ces substances.

A l'obscurité, les sucres totaux diminuent aussi progressivement avec la prolongation de la végétation des plantes privées de lumière.

Toutes nos expériences mettent surtout en évidence le fait que les glucosides flavoniques et anthocyaniques diminuent sensiblement quand les plantules qui les contiennent sont obligées de vivre à l'obscurité. Ce sur quoi nous voulons particulièrement attirer l'attention, c'est sur la proportion dont diminue le poids des glucosides quand les plantes rouges sont remises à l'obscurité, car, pour les autres composés hydrocarbonés, leur disparition est un fait connu dans les conditions de nos expériences. La disparition de ces derniers

composés est attribuée à leur rôle nutritif dans ces conditions anormales d'existence.

Nous donnons ici un tableau des pertes subies par chaque catégorie des corps que nous avons dosés dans nos expériences.

Plantes rouges replacées a l'obscurité.

Sarrasin.

	Plantules intactes.	Plantules sans feuilles.	Axes hypocotylés.
1. Glucosides flavoniques et anthocyaniques	78 p. 100.	68 p. 100.	92 p. 100.
2. Sucres réducteurs	86 —	40 —	49 —
3. Sucres non réducteurs	100 —	100 —	100 —
4. Amidons	43 —	25 —	26 —
5. Celluloses	30 —	32 —	46 —

Blé de Bordeaux.

1. Glucosides flavoniques et anthocyaniques	83 p. 100.
2. Sucres réducteurs	86 —
3. Sucres non réducteurs	100 —
4. Amidons	42 —
5. Celluloses	54 —

Ces proportions nous donnent une idée de la quantité que chaque catégorie de ces substances perd quand les plantules séjournent à l'obscurité. Pour les plantules intactes de Sarrasin, les glucosides viennent en troisième ligne après les sucres non réducteurs et sucres réducteurs ; pour les plantules sans feuilles et pour les axes hypocotylés de la même espèce, les glucosides viennent en deuxième ligne, les sucres non réducteurs étant en première.

Pour le Blé, les glucosides viennent aussi en troisième ligne, comme pour les plantules intactes de Sarrasin.

Par conséquent, les glucosides flavoniques et anthocyaniques perdent la plus grande partie de leur totalité quand les plantes qui les contiennent sont obligées de vivre à l'obscurité. Dans ces conditions anormales, les plantes sont forcées d'utiliser leurs réserves. La diminution de celles de ces substances dont le rôle est bien connu dans ces circonstances en est une preuve certaine. Le fait que les glucosides anthocyaniques diminuent d'une façon concomitante avec les

autres catégories de substances dans les conditions de nos expériences peut-il nous conduire à affirmer que ces corps jouent le même rôle ? Voilà la question à laquelle nous nous proposons de répondre.

Autre procédé d'extraction des glucosides.

Dans toutes les expériences que nous venons d'exposer, nous avons dosé à la fois les glucosides et les autres composés hydrocarbonés pour montrer la relation étroite qui existe entre ces diverses catégories de substances dans la succession des conditions auxquelles ont été soumises les plantes. Ces expériences suffisent pour nous faire une idée assez exacte de cette relation, mais elles ne nous donnent pas la quantité totale de ces divers corps. Les chauffages prolongés et réitérés, soit dans l'alcool, soit dans des acides dilués, détruisent une certaine quantité de ces substances, de sorte qu'à la fin des opérations on n'a pas la quantité totale qui existait au début dans les tissus des plantes. Malgré ces inconvénients, les proportions se maintiennent ainsi que la relation établie par nous entre ces catégories de substances.

Par la méthode que nous décrivons plus bas, nous nous sommes proposé d'extraire et de doser plus exactement les glucosides flavoniques et anthocyaniques dans les plantules étiolées, les plantules devenues rouges, et dans celles qui ont rougi à la lumière, puis ont été placées de nouveau à l'obscurité. Par cette méthode, le chauffage a été réduit au minimum possible, deux minutes au plus.

Extraction des glucosides. — Une certaine quantité de plantules fraîches, réduites en minces morceaux, est reçue dans un grand flacon d'Erlenmeyer qui contient de l'alcool à 95° bouillant ; on chauffe deux minutes au maximum. On laisse les plantules au contact de l'alcool vingt-quatre heures, après lesquelles on filtre la solution alcoolique qui a dissous tous les glucosides. On lave les fragments des plantes sur le filtre deux fois avec de l'alcool bouillant et enfin avec de l'alcool froid ; on réunit ces solutions de lavage à la première.

C'est dans cette solution qu'il faut chercher les glucosides. Comme la quantité de solution alcoolique ainsi obtenue est trop grande, on la réduit à un très faible volume par une rapide distillation sous pression et à une température basse qui ne doit pas dépasser 50°. Cette solution, complètement refroidie, est traitée par l'éther (quatre à cinq fois le volume de la solution alcoolique). L'éther précipite une grande partie de ces glucosides, mais non pas tous. Il se forme alors un précipité sirupeux ; on laisse cette solution en repos vingt-quatre heures pour que tout le précipité soit complètement déposé. On décante la liqueur éthérée, qu'on garde pour un traitement ultérieur.

1. Le précipité sirupeux est repris par l'alcool à 95° bouillant, qui dissout les glucosides ; il reste non dissoute une quantité encore importante du précipité (1).

La solution alcoolique filtrée dans laquelle se trouvent dissous ces corps a une belle coloration jaune ou rouge suivant que les glucosides sont flavoniques ou anthocyaniques. Enfin nous traitons la solution par l'acétate de plomb rigoureusement neutre qui donne un précipité plombique jaune ou vert très abondant ; au bout de quelques heures, ce précipité, constitué par les glucosides, se dépose complètement au fond du vase, et le liquide alcoolique situé en dessus reste parfaitement incolore. On filtre et, après plusieurs lavages du précipité avec de l'alcool froid, on reprend ce précipité par l'acide sulfurique dilué à 7 p. 100 et bouillant, comme nous l'avons fait dans les premières expériences. Les glucosides repris par cette solution sont alors hydrolysés à l'autoclave, puis dosés à l'état de sucres réducteurs, par la méthode de Bertrand. Ces sucres correspondent à la quantité des glucosides obtenus par ce procédé.

(1) Au fond du vase, après le traitement par l'alcool, il reste un précipité d'une teinte sale qui est soluble dans l'eau et dans les acides dilués. Ce résidu, traité par l'eau distillée, donne une solution d'un jaune pâle, qui a une saveur amère et qui, fortement agitée, produit une mousse très abondante et longtemps persistante. Ce même résidu, traité par l'acide sulfurique dilué à 7 p. 100 et hydrolysé à l'autoclave pendant une heure et à 120°, donne une quantité importante de sucres réducteurs.

Les sucres réducteurs provenant de ce résidu n'ont jamais été comptés dans nos résultats.

2. Quant à la solution qui contient les glucosides non précipités au début par l'éther, elle est traitée directement par l'acétate neutre de plomb. Tous les glucosides restés dans l'éther sont précipités sous forme de sel de plomb. On continue le traitement comme il vient d'être expliqué plus haut, et finalement ces glucosides sont dosés à l'état de sucres réducteurs.

En additionnant ces deux catégories de glucosides, on obtient les glucosides totaux renfermés dans la quantité des plantules fraîches, sur laquelle ont porté nos expériences. Le poids sec a été fait de la même façon que dans les premières expériences. La quantité totale de glucosides est toujours rapportée à 100 grammes de substance fraîche et 100 grammes de substance sèche.

La quantité de glucosides flavoniques et anthocyaniques que nous trouvons par cette méthode est beaucoup plus grande que dans les premières recherches.

Nous donnons ci-dessous les tableaux des résultats obtenus pour les plantules de Sarrasin et de Blé étiolées, rouges et décolorées à l'obscurité. La durée du séjour à l'obscurité a été de six, puis de treize jours.

Expérience du 2 septembre 1921.

Sarrasin.

	SARRASIN étiolé.		SARRASIN rouge.		SARRASIN décoloré 6 jours à l'obscurité.		SARRASIN décoloré 13 jours à l'obscurité.	
	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Glucosides flavoniques et anthocyaniques, préc pités par l'éther dissous dans l'alcool et reprécipités par l'acétate de plomb	0,243	**2,990**	0,200	**2,922**	0 123	**1,119**	0,057	**0,816**
Glucosides précipités directement par l'acétate de plomb	0,205	*2,513*	0,210	*3,128*	0,137	*2,364*	0,166	*2,371*
Glucosides totaux	0,448	**5,503**	0,410	**6,050**	0,260	**3,483**	0,223	**3,187**

Expérience du 24 septembre 1921.

Sarrasin.

	Sarrasin étiolé.		Sarrasin rouge.		Sarrasin décoloré 6 jours à l'obscurité.		Sarrasin décoloré 14 jours à l'obscurité.	
	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Glucosides flavoniques et anthocyaniques précipités par l'éther, dissous dans l'alcool et reprécipités par l'acétate de plomb......................	0,240	3,985	0,205	3,863	0,066	1 170	0,065	0,919
Glucosides précipités directement par l'acétate de plomb..	0,182	2,289	0,151	2,840	0,083	1,698	0,118	1,664
Glucosides totaux.......	0,423	6,274	0,356	6,703	0,149	2,868	0,183	2,580

Les glucosides des plantules décolorées à l'obscurité pendant treize à quatorze jours, précipités par l'éther, dissous dans l'alcool et reprécipités par l'acétate neutre de plomb, ne donnent pas la coloration verte caractéristique des glucosides anthocyaniques. La coloration de ces corps est d'un jaune légèrement verdâtre. Ce changement de coloration de vert en jaune est un nouveau fait qui manifeste la disparition très nette des glucosides anthocyaniques, disparition mise en évidence par les dosages indiqués ci-dessus.

Le changement de coloration déjà indiqué chez le Sarrasin pour les glucosides précipités par l'acétate de plomb chez les plantules qui ont été décolorées à l'obscurité, est encore plus frappant chez le Blé. Le précipité glucosidique plombique des plantules étiolées présente une coloration jaune foncé ; chez les plantules devenues rouges à la lumière, cette couleur est d'un vert intense ; chez les plantules replacées à l'obscurité, la coloration devient d'un vert jaunâtre au bout de dix jours et tout à fait jaune au bout de vingt jours, toute teinte verte ayant disparu.

Expérience du 1er octobre.

Blé de Bordeaux.

	BLÉ étiolé.		BLÉ rouge.		BLÉ décoloré 10 jours à l'obscurité.		BLÉ décoloré 20 jours à l'obscurité.	
	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Glucosides flavoniques et anthocyaniques précipités par l'éther, dissous dans l'alcool et reprécipités par l'acétate de plomb........................	0,806	3,670	0,176	2,220	0,036	0,398	0,035	0,289
Glucosides précipités directement par l'acétate de plomb..	0,352	*1,604*	0,244	*3,143*	0,097	*1,041*	0,067	*0,560*
Glucosides totaux.......	1,158	3,274	0,420	0,363	0,133	1,439	0,102	0,849

Expériences sur les feuilles rouges d'*Ampelopsis hederacea.*

Des expériences semblables aux précédentes ont été aussi faites avec les feuilles rouges de Vigne vierge (*Ampelopsis hederacea*). Dans ce but, nous avons récolté deux lots de feuilles rouges. Sur l'un de ces deux lots, nous avons dosé les glucosides immédiatement après la récolte; le second lot a été préparé de la manière suivante : les feuilles rouges d'*Ampelopsis* ont été mises dans un cristallisoir qui contenait de l'eau, de façon que les pétioles des feuilles seulement soient trempés dans l'eau. Le cristallisoir couvert d'une cloche qui était pourvue d'un orifice ouvert à sa partie supérieure a été placé à l'obscurité. Dans ces conditions, les feuilles se conservent très bien pendant deux semaines. Au bout d'un certain temps, que nous indiquerons dans nos expériences, nous avons effectué les mêmes dosages de glucosides qu'auparavant.

A l'obscurité, la coloration rouge a disparu aussi ; après quelques jours, la coloration des feuilles est devenue d'un rouge jaunâtre, et enfin, quand l'obscurité a été prolongée

plus longtemps, la coloration est devenue d'un jaune brun. Du reste, on ne peut pas observer distinctement la dispari-

Expérience du 25 septembre.

Feuilles rouges d'*Ampelopsis hederacea.*

	Feuilles rouges à la lumière.		Feuilles rouges à l'obscurité 7 jours.	
	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Glucosides précipités par l'éther solubles dans l'alcool et reprécipités par l'acétate de plomb	1,273	**7,021**	0,457	**1,543**
Glucosides précipités directement par l'acétate de plomb................	0,105	*0,579*	0,182	*0,673*
Glucosides totaux...........	1,378	**7,600**	0,639	**2,216**

Expérience du 30 septembre.

Feuilles rouges d'*Ampelopsis.*

	Feuilles rouges à la lumière.		Feuilles rouges à l'obscurité 9 jours.	
	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Glucosides précipités par l'éther solubles dans l'alcool et reprécipités par l'acétate de plomb................	1,112	**6,100**	0,145	**0,489**
Glucosides précipités directement par l'acétate de plomb................	0,145	*0,795*	0,169	*0,570*
Glucosides totaux...........	1,257	**6,895**	0,314	**1,059**

tion de la couleur rouge initiale à cause des autres pigments que renferment les feuilles.

Dans le tableau ci-dessous nous reproduisons les résul-

tats de ces deux expériences faites seulement sur les feuilles rouges, à la lumière, en les comparant à ceux d'une troisième expérience faite le 10 octobre aussi sur des feuilles rouges, à la lumière. L'expérience du 25 septembre a été faite quand l'anthocyane était complètement formée dans les feuilles, en d'autres termes, les feuilles contenaient la plus grande quantité d'anthocyane; les expériences du 30 septembre et du 10 octobre ont été faites sur des feuilles qui avaient rougi en même temps que les premières, mais sur lesquelles nous avons porté nos expériences à un intervalle plus avancé du rougissement ; l'expérience du 10 octobre a été faite sur des feuilles rouges qui étaient sur le point de tomber.

Feuilles rouges d'*Ampelopsis*.

	25 SEPTEMBRE.		30 SEPTEMBRE.		10 OCTOBRE.	
	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Glucosides précipités par l'éther dissous dans l'alcool et reprécipités par l'acétate de plomb.	1,273	**7,021**	1,112	**6,100**	0,314	**1,931**
Glucosides précipités par l'acétate de plomb...........	0,105	**0,579**	0,145	**0,795**	0,161	**0,989**
Glucosides totaux..	1,378	**7,600**	1,257	**6,895**	0,475	**2,920**

Ces expériences, faites sur les feuilles rouges d'*Ampelopsis*, à différents stades de rougissement, montrent que l'anthocyane disparaît aussi à la lumière, et elle suit la même voie de diminution que dans les feuilles rouges placées à l'obscurité.

Pour ne pas prolonger cet exposé en citant les expériences faites avec les feuilles d'autres plantes, à divers stades de leur rougissement, nous nous contenterons de rappeler les résultats des expériences faites par Michel-Durand (**29**) sur les feuilles de *Fagus silvatica*, d'*Ampelopsis hederacea* et de

Betula alba. Cet auteur a dosé les substances hydrocarbonées dans les feuilles, à divers stades de leur développement, aux mois de juin, juillet, septembre, octobre, etc... Nous ne citons que les résultats relatifs aux glucosides obtenus par lui. Pour toutes les feuilles des trois espèces étudiées, la teneur en glucosides flavoniques et anthocyaniques de ces organes est à son maximum pendant la période de septembre; à partir de ce moment, la proportion des composés glucosidiques diminue rapidement jusqu'au dépérissement des feuilles. Ce fait, mis en évidence par Michel-Durand, vient s'ajouter aux résultats publiés dans ce travail.

Expériences sur les fleurs de *Dahlia.*

Pour compléter nos recherches, nous avons fait aussi des expériences sur les fleurs de *Dahlia.* Des pieds fleuris de cette plante ont été récoltés de la même façon que les feuilles d'*Ampelopsis* et mis à l'obscurité, où on les a laissés séjourner quelque temps.

Les observations faites journellement montrent que la couleur rouge des fleurs subit les mêmes modifications que dans les autres plantes déjà étudiées; la coloration initiale d'un rouge pur est modifiée après trois jours seulement de séjour à l'obscurité; elle prend alors une teinte jaunâtre, et enfin, après sept jours d'obscurité, la coloration des fleurs s'est sensiblement atténuée, en présentant une teinte plutôt jaune brun.

A la décoloration des fleurs correspond aussi, dans ces expériences, une diminution des glucosides, comme le montrent les dosages exposés plus bas.

Nous avons fait trois expériences successives sur les fleurs de *Dahlia.* Chaque expérience contient deux lots de fleurs préalablement pesés et ayant le même poids frais. Dans la première expérience, c'est-à-dire sur des fleurs fraîchement cueillies, nous avons fait immédiatement des dosages témoins des glucosides sur les deux lots. Les quatre autres lots ont été mis en même temps à l'obscurité. Dans la deuxième expérience, nous avons effectué sur deux de ces lots des

dosages de glucosides, après quatre jours d'obscurité. Dans la troisième expérience, les mêmes dosages ont été exécutés sur les deux derniers lots, après sept jours d'obscurité.

Voici les nombres obtenus par ces dosages, rapportés à 100 grammes de substance fraîche et 100 grammes de substance sèche et exprimés dans le tableau ci-contre :

	Ire expérience (à la lumière).				Expériences a l'obscurité.							
					IIe Expérience : 4 jours d'obscurité.				IIIe Expérience : 7 jours d'obscurité.			
	1er lot.		2e lot.		1er lot.		2e lot.		1er lot.		2e lot.	
	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.	100 gr. substance fraîche.	100 gr. substance sèche.
	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.	Gr.
Glucosides flavoniques et anthocyaniques précipités par l'éther, dissous dans l'alcool et reprécipités par l'acétate de plomb........	0,174	**3,745**	0,336	**4,323**	0,173	**3,279**	0,233	**3,849**	0,205	**2,908**	0,199	**2,882**
Glucosides précipités directement par l'acétate de plomb.	0,238	*4,213*	0,550	*3,530*	0,138	*2,963*	0,130	*2,816*	0,183	*2,700*	0,114	*2,808*
Glucosides totaux...	0,412	**7,928**	0,886	**7,853**	0,311	**6.242**	0.363	**6,665**	0,388	**5,608**	0,313	**5,690**

Ces dernières expériences, dans lesquelles nous avons perfectionné la méthode d'extraction des glucosides, donnent des résultats plus précis sur la quantité de ces corps renfermés dans les plantes ; mais elles montrent des variations identiques à celles que subissent les anthocyanes dans leur teneur pendant le séjour des plantes à l'obscurité, c'est-à-dire *la même diminution des glucosides.*

Chez toutes les espèces étudiées, on constate la disparition partielle des glucosides flavoniques et anthocyaniques, lorsque les plantes vivent à l'obscurité. Chez les plantules rouges de Sarrasin, la disparition de ces composés va jusqu'à $4^{gr},123$; chez le Blé rouge jusqu'à $4^{gr},514$ et chez les feuilles d'*Ampelopsis* jusqu'à $5^{gr},836$. Pour les fleurs de *Dahlia,* la disparition est moins accentuée et varie de $2^{gr},163$ à $2^{gr},615$.

Cette diminution des glucosides, relativement faible chez les fleurs de *Dahlia*, tient au fait que les fleurs sont des organes où les phénomènes producteurs d'énergie ont lieu, en général, beaucoup plus lentement que dans les feuilles, chez lesquelles ces phénomènes sont à leur maximum d'activité.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

Les anthocyanes étant des glucosides, examinons d'abord brièvement quelles sont les opinions des physiologistes sur le rôle de cette catégorie de corps très répandus chez les végétaux.

On soutient actuellement, à propos des glucosides, deux opinions opposées :

La première hypothèse envisage les glucosides comme des substances nuisibles aux végétaux et n'apparaissant dans les tissus que comme des produits de déchet.

La seconde, au contraire, consiste à admettre que les glucosides, loin d'être nuisibles, sont des produits très utiles dans la vie des plantes et qu'ils prennent une part active aux phénomènes de nutrition chez les végétaux.

Examinons, d'abord, la première hypothèse, et citons, à l'appui, quelques faits constatés expérimentalement.

a. *Persistance et abondance des glucosides dans les feuilles*

un peu avant et après leur chute. — Divers auteurs mesurant chez certaines espèces la teneur en glucosides de feuilles qui étaient sur le point de tomber, y ont trouvé une quantité plus abondante de glucosides que chez les feuilles en pleine activité vitale. Tous les chercheurs, qui ont mis en évidence l'abondance et la persistance des glucosides dans les organes à la veille de périr, en ont conclu que ces corps sont des produits d'excrétion et ne jouent aucun rôle utile pour les plantes. Ce raisonnement ne nous semble pas démonstratif. C'est comme si l'on disait que l'amidon est un produit de déchet en se fondant sur ce qu'une feuille de Platane, par exemple, qui vient de tomber, est encore bourrée de grains d'amidon.

b. *Persistance des glucosides dans les organes des plantes qui séjournent un certain temps à l'obscurité.* — Tunmann (48), en mettant à l'obscurité des plantes riches en glucosides, et en mesurant la quantité de ces substances après un séjour prolongé des plantes dans ces conditions, a trouvé que la teneur en glucosides ne diminue pas. La quantité de ces composés chez les plantes placées à l'obscurité était la même que chez celles maintenues à la lumière. En s'appuyant sur ces résultats, l'auteur considère les glucosides comme des produits inutiles pour les végétaux.

D'autres chercheurs ont fait des expériences sur le contenu en glucosides de divers organes des plantes au cours de leur végétation. Par leurs recherches, ils n'ont constaté que de faibles variations dans la quantité de ces corps. De ces faits, ils concluent que les glucosides ne sont pas des substances de réserve, mais plutôt des corps indifférents dans les phénomènes de nutrition. Remarquons cependant que l'on a des raisons d'admettre dans bien des cas, en physiologie, la présence souvent difficile à mettre en évidence, d'une substance qui se détruit à mesure qu'elle se forme. Il pourrait se faire qu'il en fût ainsi pour les glucosides.

c. *Augmentation des glucosides pendant la germination de certaines graines.* — Ce fait a été constaté chez les graines de *Fagus*, de *Solanum*, etc., pendant leurs premiers stades de germination. D'autre part, les expériences de Mlle Kor-

sakoff (26), sur la germination des graines de certaines plantes renfermant des glucosides, montrent que la quantité de saponine ne diminue pas pendant ce phénomène.

De tous les arguments cités, il ressortirait que les composés glucosidiques n'ayant aucun rôle dans les phénomènes de germination, croissance, nutrition, etc., sont des substances inutilisables ou même nocives pour les plantes, et qui, par conséquent, s'accumulent dans les organes comme des produits de déchet.

Passons maintenant à l'examen de la seconde opinion qui attribue aux glucosides le rôle de substances utilisées par l'organisme végétal. Nous citerons parmi les partisans de cette manière de voir : Weevers (51), Molisch (33), Treub (47), Verschaffelt (49) et Vintilesco (50). Les faits sur lesquels se sont appuyés ces auteurs pour attribuer un tel rôle aux glucosides sont de divers ordres, et nous considérons les arguments suivants comme présentant le plus d'intérêt.

a. *Formation de glucosides au cours de la photosynthèse.* — On a constaté, chez beaucoup d'espèces, que les glucosides apparaissent dans les organes verts, où se produisent les phénomènes d'assimilation chlorophyllienne. C'est surtout dans les jeunes plantules étiolées exposées à la lumière ou dans les jeunes pousses que se forment, en plus grande abondance, ces glucosides au moment du verdissement de ces organes. Ils apparaissent aussi en quantité importante dans les organes verts adultes que l'on replace à la lumière après les avoir maintenus pendant un certain temps à l'obscurité.

L'accumulation de certains glucosides dans les organes verts pendant le jour et leur diminution pendant la nuit sont considérées aussi comme un argument en faveur de cette opinion. Ces divers faits ont conduit les auteurs à voir dans la formation des glucosides, au cours de l'assimilation chlorophyllienne, un phénomène entièrement analogue à celui de la formation des diverses autres substances nutritives utilisées par les plantes.

b. *Accumulation des glucosides pendant la maturation de certains fruits et dans divers organes persistants des végétaux.*

— Il est bien connu que, au cours de la maturation des fruits et des graines qu'ils renferment, des quantités importantes de diverses substances de réserve se déposent dans ces fruits. Parmi ces substances, on trouve chez beaucoup d'espèces aussi des glucosides en quantité appréciable ; le même fait se produit à la fin de la végétation chez certains arbres : *Fraxinus*, *Ligustrum*, *Populus*, etc. ; dans les tissus de ces plantes, on trouve des quantités importantes de différents glucosides.

Ces corps, accumulés dans les tissus, sont considérés, par les auteurs qui partagent la manière de voir que nous venons d'exposer, comme un dépôt de substances de réserve, qui sont à la disposition des organes en voie de germination ou de développement.

c. *Diminution ou disparition des glucosides au moment de la germination des graines et de la reprise de la végétation des organes vivaces.* — On sait que les graines épuisent leurs substances de réserve pendant leur germination, que ces substances diminuent progressivement à mesure que la germination s'avance, et qu'elles disparaissent au bout d'un certain temps, quand de nouveaux tissus se sont formés. Les glucosides, déposés comme substances de réserve dans les graines, évoluent de la même manière pendant la germination, diminuant d'abord, puis disparaissant complètement. Des expériences ont démontré ce fait chez l'*Æsculus*, chez certaines espèces de *Phaseolus*, *Raphanus*, *Brassica*, etc... Les mêmes constatations ont été faites, en particulier par Weevers, sur la diminution des glucosides dans les organes vivaces qui reprennent leur végétation au printemps. Tous ces faits viennent appuyer d'une manière plus précise l'utilisation de ces composés dans la nutrition de jeunes organes qui se développent. Pour appuyer cette opinion, citons une expérience faite par Weevers. L'auteur a déterminé les variations de l'arbutine et de son produit de dédoublement, l'hydroquinone, avant et après le développement des jeunes pousses de printemps chez le *Vaccinium Vitis-Idæa.* Il a trouvé des quantités importantes d'arbutine dans les feuilles avant le développement des nouvelles pousses, tandis que l'hydroquinone faisait à peu près complètement défaut dans

ces organes. Au contraire, lorsque les jeunes pousses se développaient, la quantité d'arbutine diminuait, tandis que l'hydroquinone commençait à apparaître et augmentait progressivement. Weevers montre que le glucoside *arbutine* est hydrolysé par une diastase qu'il a retirée des tissus de ce sous-arbrisseau pendant sa végétation. Cette diastase scinde le glucoside en un *sucre*, qui est utilisé par les tissus en voie de formation, et en un composé phénolique, *l'hydroquinone*. D'autres faits de même genre appuient encore cette opinion sur le rôle des glucosides comme substances utilisées dans le développement des végétaux.

d. *Diminution et disparition des glucosides pendant le séjour des plantes à l'obscurité et dans les organes qui périssent.* — Des expériences effectuées par plusieurs auteurs ont démontré que, dans nombre de cas, les glucosides diminuent sensiblement et même disparaissent des tissus quand les plantes sont obligées de vivre pendant un certain temps à l'obscurité.

Les expériences de Weevers, effectuées sur la variation de la salicine, sont des plus instructives. L'auteur cultive des branches de *Salix* sectionnées et immergées dans l'eau et ensuite les place à l'obscurité. Dans ces conditions, les dosages mettent en évidence une importante diminution simultanée de glucosides et de glucose. L'auteur a cultivé aussi des bourgeons et des jeunes pousses de divers âges à l'obscurité; en y effectuant des dosages de salicine et de glucose, il a trouvé que ces deux corps diminuent notablement pendant la croissance des pousses à l'obscurité. Des recherches ultérieures ont permis à cet auteur de mettre en évidence dans les tissus de jeunes rameaux de *Salix*, la présence de trois diastases différentes qui opèrent le dédoublement et les transformations de ce glucoside. De ses travaux, Weevers conclut que ce composé glucosidique se comporte comme une substance de réserve.

Enfin, la diminution et même la disparition complète de certains glucosides des feuilles de différentes plantes, qui sont sur le point de périr, sont des indications vraisemblables que ces corps sont utilisés par les tissus.

La disparition des glucosides dans les conditions que

nous venons de citer est donc un fait établi et peut nous conduire d'une façon certaine à la signification physiologique que l'on doit attribuer aux glucosides.

e. *Absorption des composés glucosidiques par les plantes.* — On a fait, dans cette voie des expériences sur les champignons et sur les plantes supérieures.

Les expériences faites sur quelques champigons ont démontré que certains glucosides peuvent servir d'excellents aliments à ces végétaux. D'autres, exécutées sur les Phanérogames, confirment les précédentes et conduisent aux mêmes résultats.

Les cultures de diverses plantes dans des milieux artificiels se sont très bien développées en présence de certains composés glucosidiques. Certains de ces corps, absorbés par les plantes, accélèrent quelques-uns des phénomènes vitaux, par exemple la respiration ; d'autres sont utilisés directement pour la nutrition. Morkowine (37), en étudiant l'influence de certains alcaloïdes et de quelques glucosides sur la respiration des plantes, attribue à ces corps un rôle catalytique dans le phénomène de respiration.

Sigmund (46), en étudiant l'influence de plusieurs glucosides sur la germination de certaines graines, a trouvé que la plupart de ces corps sont très favorables à la germination : tel est le cas pour la populine, la solanine, l'arbutine, l'amygdaline, etc., tandis que d'autres, l'æsculine, l'helléborine, etc., sont très toxiques pour les graines.

De tout cet exposé, nous conclurons que les glucosides peuvent être, en général, considérés comme des substances utiles dans la nutrition des végétaux.

Ces connaissances acquises sur le rôle des glucosides, passons aux résultats obtenus par nous dans les expériences effectuées sur les anthocyanes. Notons d'abord que toutes nos expériences ont porté seulement sur les *pigments rouges* des plantules, des feuilles et des fleurs ; nous n'avons pas opéré sur des pigments d'un violet pur ou d'un bleu franc. Par conséquent, nous n'affirmons pas que ces conclusions peuvent être généralisées pour toutes les anthocyanes ; mais

elles ne s'appliqueront qu'aux pigments de ce groupe qui donnent aux organes une coloration *rouge pur*.

D'après nos recherches, les pigments rouges anthocyaniques rentrent dans la catégorie des glucosides qui sont utilisés par les plantes. Les expériences ont porté comme on l'a vu dans le courant du travail :

1° Sur des plantes qui rougissaient complètement d'abord, puis se décoloraient ensuite progressivement ;

2° Sur des plantes qui étaient transportées, et décolorées ensuite à l'obscurité après qu'elles avaient acquis à la lumière une coloration rouge intense. Nos dosages ont toujours mis en évidence que le phénomène de décoloration était accompagné d'une diminution importante des glucosides flavoniques et anthocyaniques. Ce phénomène est tout à fait corrélatif de la disparition des autres composés hydrocarbonés dont le rôle nutritif est actuellement bien connu. Il semble donc plus logique de conclure à la réalité du rôle nutritif des anthocyanes.

A cette conclusion, il est impossible d'objecter que les anthocyanes ont une constitution moléculaire complexe, et que l'on ne connaît pas actuellement de corps aussi compliqués qui soient utilisés par les plantes pour leur nutrition sans être dédoublés. De tels corps doivent au contraire subir un dédoublement donnant des produits plus simples, directement assimilables. N'est-ce pas aussi le cas, même pour des composés plus simples, l'amidon par exemple, qui n'est pas assimilé en nature et dont le rôle alimentaire n'est nullement discuté ?

Ce dédoublement est déjà bien connu pour divers glucosides : amygdaline, sinalbine, etc., sur lesquels agissent des diastases également bien déterminées, émulsine, myrosine, etc...

Les récents travaux de Kurt Noack (**39**, **40**) sur les transformations des anthocyanes et sur le rapport physiologique des flavonols et des anthocyanes montrent indubitablement que ces pigments sont susceptibles d'être dédoublés par des diastases.

Cet auteur a mis en évidence, dans les jeunes feuilles rouges de *Polygonum compactum*, la présence d'une diastase gly-

colytique qui agirait dans les phénomènes d'hydrolyse des anthocyanes contenues dans ces organes. D'autre part, Kurt Noack a démontré que l'émulsine est incapable d'agir sur les anthocyanes ; au contraire, la *tannase*, diastase extraite d'*Aspergillus*, s'est montrée comme un excellent agent d'hydrolyse sur certains composés anthocyaniques. Le résultat de l'hydrolyse des anthocyanes, provoquée par la tannase, est le dédoublement de ces corps en un sucre et en un composant phénolique dépourvu de sucre, une anthocyanidine. Les expériences de cet auteur ont démontré que les anthocyanines : cyanine, pélargonine, malvine, chrysanthémine, sont très facilement hydrolysables par la diastase extraite d'*Aspergillus*.

Les mêmes résultats ont été obtenus pour beaucoup de flavonols existant chez les végétaux.

La disparition des glucosides anthocyaniques dans nos expériences est vraisemblablement due à de semblables phénomènes d'hydrolyse.

La diminution de sucre glucosidique, constatée chez les plantes obligées de vivre à l'obscurité, ne peut être expliquée que par un phénomène d'hydrolyse des anthocyanines. Dans ces conditions, les glucosides anthocyaniques se scindent en un *sucre*, qui est utilisé dans les phénomènes énergétiques, et en un composant de nature phénolique correspondant à une *anthocyanidine*. La première preuve de ce phénomène est amplement faite par nos dosages, qui ont toujours mis en évidence la disparition du sucre glucosidique dans les conditions de nos expériences. Il nous reste à montrer l'existence des composants phénoliques provenant du dédoublement des glucosides anthocyaniques.

En employant la méthode de séparation des anthocyanidines au moyen de l'alcool amylique pur, préconisée par Willstätter, nous avons cherché si, au cours de la disparition du sucre glucosidique, on constate la présence de composants phénoliques libres. Nous avons déjà décrit cette méthode d'extraction à l'occasion de l'existence des anthocyanidines à l'état libre dans les fleurs et les feuilles rouges de quelques plantes. Nous avons appliqué aussi cette méthode

dans les recherches des corps phénoliques qui résultent du dédoublement des glucosides anthocyaniques.

Dans une première série d'expériences, nous avons opéré sur des plantes rouges de Sarrasin et sur des feuilles rouges d'*Ampelopsis* ; dans une seconde série, nous avons expérimenté sur les mêmes plantes décolorées à l'obscurité. Les résultats obtenus ont été comparés entre eux. Si l'on rapproche ces résultats de ceux des dosages des glucosides obtenus avec les mêmes organes, on constate les faits suivants :

1° Pour les organes d'un rouge vif dans lesquels les glucosides anthocyaniques sont à leur maximum de teneur, les composés phénoliques, extraits par l'alccol amylique et identifiés d'après leurs réactions avec les anthocyanidines, sont relativement en petite quantité et présentent, chez le Sarrasin, une *teinte rouge clair*, chez les feuilles d'*Ampelopsis* une *teinte rouge-grenadine.*

2° Pour les mêmes organes décolorés à la suite de leur séjour à l'obscurité, la proportion des glucosides flavoniques et anthocyaniques devient beaucoup moins forte, comme les dosages l'ont montré ; au contraire, la quantité des corps phénoliques libres a beaucoup augmenté. En outre, ces derniers pigments ne présentent plus la coloration rouge initiale caractéristique de chaque espèce ; ils ont une belle coloration *jaune-orange* très intense. Donc, ce pigment lui-même a subi des modifications au cours du séjour des plantes à l'obscurité. Nous avons vu, au cours de nos expériences, qu'un changement de couleur se produisait chez les glucosides des plantes maintenues à l'obscurité, quand on traitait ces glucosides par l'acétate de plomb ou par des acides. Le pigment jaune-orange, obtenu dans l'alcool amylique, qui, d'après les mesures que nous avons faites, est en beaucoup plus grande quantité que celui correspondant aux organes rouges, présente les mêmes caractères que ce dernier. La quantité abondante de pigment phénolique jaune-orange, trouvée dans les organes décolorés à l'obscurité, provient certainement de la transformation des glucosides anthocyaniques, transformation subie pendant le séjour des plantes à l'obscurité et *qui a eu pour résultat la dispa-*

rition du sucre glucosidique et l'enrichissement des organes en composés phénoliques libres.

Nous avons constaté la présence et l'abondance des composés phénoliques libres (anthocyanidines ou leurs pseudo-bases) dans les organes rouges en voie de décoloration. Nous avons observé en même temps la disparition corrélative des glucosides flavoniques et anthocyaniques.

Ces faits fournissent une nouvelle preuve du dédoublement des anthocyanes dans ces circonstances.

Rappelons que ce pigment jaune-orange, provenant du dédoublement du glucoside anthocyanique, a été reconnu par Kurt Noack comme une *pseudo-base d'anthocyanidine.* En effet, si l'on chauffe ce pigment avec de l'acide chlorhydrique dilué, il se transforme en un pigment rouge présentant tous les caractères des anthocyanidines, obtenues par l'hydrolyse de l'anthocyanine.

Nous n'insistons pas ici sur ce pigment parce que nous nous en occuperons en détail dans un prochain travail ; cependant, nous mentionnons quelques-unes de ses propriétés pour ne pas le confondre avec les phlobatanins, produit de nature tannoïde qui n'ont rien à faire avec les pseudos bases, lesquelles sont de nature phénolique. Les propriétés de solubilité des pseudo-bases montrent avec évidence qu'on ne saurait les confondre avec les phlobatanins. Le pigment jaune-orange (pseudo-base) est complètement insoluble dans l'eau, dans l'éther sulfurique, dans l'acide sulfurique concentré ou dilué ; il est à peine soluble dans l'acide chlorhydrique, très soluble, au contraire, dans l'alcool éthylique, l'alcool amylique, l'éther acétique, l'acide acétique et dans les alcalis.

CONCLUSIONS

Nos recherches sur le rôle physiologique des pigments rouges anthocyaniques permettent d'établir les conclusions suivantes.

Pendant la décoloration des organes, les pigments anthocyaniques éprouvent deux sortes de modifications dans leur nature :

1° Quand les organes se décolorent, on constate toujours une diminution importante dans la teneur des composés flavoniques et anthocyaniques, et cette diminution s'accentue progressivement avec la prolongation du séjour des plantes à l'obscurité ou avec la dégradation de la couleur des organes qui vivent à la lumière. La diminution de la quantité de glucosides flavoniques et anthocyaniques est étroitement liée à l'abaissement de la proportion des autres composés hydrocarbonés (sucres réducteurs, sucres non réducteurs, amidons, etc.), dont le rôle physiologique est bien déterminé dans les phénomènes généraux de nutrition.

2° Au cours de la diminution des glucosides flavoniques et anthocyaniques, il se produit dans les organes une grande quantité de composés phénoliques libres ; en outre, on constate dans la nature de ces composés des modifications essentielles qui tiennent aussi à la disparition des glucosides.

Il est donc permis d'admettre, à la suite de ces constatations, que les pigments rouges anthocyaniques forment une catégorie de substances glucosidiques susceptibles d'intervenir dans l'ensemble des phénomènes énergétiques des végétaux. Il est assez difficile de préciser dans quelle catégorie des phénomènes producteurs d'énergie on pourrait classer le rôle physiologique des anthocyanes, mais, quoi qu'il en soit, un fait reste bien démontré : les anthocyanes évoluent et sont susceptibles des mêmes transformations que

les autres composés hydrocarbonés avec lesquels elles sont en étroite relation.

On connaissait la nature et les propriétés chimiques de ces corps, leur mode de formation et leurs affinités avec les flavones et les flavonols ; nos analyses et nos expériences ont mis en évidence la diminution de ces glucosides et les transformations qui se produisent dans les organes rouges en voie de décoloration.

Les anthocyanes des organes rouges doivent donc être rangées non comme des substances de déchet, mais comme des produits utilisables dans le cycle des phénomènes généraux de la vie des végétaux.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Armstrong (Voir *23*, Keeble).
2. Beauverie (J.), L'état actuel de la question de l'anthocyanine (*Rev. gén. des Sc.*, 26e année, nos 20 et 21, 1918).
3. Bonnier (G.), De la variation avec l'altitude des matières colorées des feuilles chez une même espèce végétale (*Bull. Soc. de Bot.*, t. XXVII, 103, 1880).
4. Bonnier (G.) et Leclerc du Sablon, Cours de botanique (*Phanérogames* p. 596, 1905).
5. Bonnier (G.) et Flahault (Ch.), Sur les variations qui se produisent avec la latitude dans une même espèce végétale (*Bull. Soc. de Bot.*, t. XXV, p. 300, 1878).
6. Bouget (J.), Observations sur l'optimum d'altitude pour la coloration des fleurs (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXIV, p. 1723, 1922).
7. Combes (R.), Production expérimentale d'une anthocyane identique à celle qui se forme dans les feuilles rouges en automne, en partant d'un composé extrait des feuilles vertes (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CLVII, p. 1002, 1913).
8. Combes (R.), Les échanges gazeux des feuilles pendant la formation et la destruction des pigments anthocyaniques (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXII, p. 177, 1910).
9. Combes (R.), Rapports entre les composés hydrocarbonés et la formation de l'anthocyane (*Ann. des Sc. nat.*, 9e série, p. 275, 1909).
10. Dangeard (P.), Sur l'origine des vacuoles et de l'anthocyane dans les feuilles du Rosier (*Bull. Soc. de Bot.*, t. LXIX, p. 112, 1922).
11. Everest (A.), The anthocyan Pigments (*Sci. Progr. London*, IX, p. 597. 1915).
12. Flahault (Voir *3*, G. Bonnier).
13. Grafe (V.), Studien über das Anthocyan [*Sitzber. d. Wiener Akad.*, p. 115 (1916), 118 (1909), 120 (1911)].
14. Grafe (V.), Chemie der Pflanzenzelle, Berlin, p. 236, 1922.
15. Herzfelder (H.), Beiträge sur Frage der Mossfärbungen (*Bot. Zentralbl. Beih. Bot.*, Bd. XXXVIII, Heft 3, p. 355, 1921).
16. Jonesco (St.), Les anthocyanidines, à l'état libre, dans les fleurs et les feuilles rouges de quelques plantes (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXIII, p. 426, 1921).
17. Jonesco (St.), Transformation, par oxydation, en pigment rouge des chromogènes de quelques plantes (*G. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXIII, p. 1006, 1921).
18. Jonesco (St.), Transformation d'un chromogène des fleurs jaunes de *Medicago falcata*, sous l'action d'une oxydase (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXV, p. 592, 1922).

19. Jonesco (St.), Formation de l'anthocyane dans les fleurs de *Cobæascandens* aux dépens des glucosides préexistants (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXIII, p. 850, 1921).

20. Jones (Voir *23*, Keeble).

21. Leclerc du Sablon (Voir *3*, G. Bonnier).

22. Katic (L.), Beitrag sur Kenntniss der Bildung des roten Farbstoffs in vegetativen Organen der Phanerogamen (*Inaug. Dissert.*, Halle, 1905).

23. Keeble, Armstrong and Jones, The formation of the anthocyan pigments of Plants (*Proc. Roy. Soc. London*, vol. LXXXVI, p. 308, 1913).

24. Keeble, Armstrong and Jones, The formation of the anthocyan pigments of plants (*Proc. Roy. Soc. London*, vol. LXXXVII, p. 113, 1913).

25. Klebs (G.), Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen, Iéna, 1903.

26. Korsakoff (M.), Recherches biochimiques sur les saponines (*Rev gén. de Bot.*, t. XXVI, p. 225, 1914).

27. Kozlowski (A.), Formation du pigment rouge de *Beta vulgaris* par oxydation des chromogènes (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXIII, p. 885).

28. Mallison (H.) (Voir *58*, Willstater).

29. Michel-Durand, Variation des substances hydrocarbonées dans les feuilles (*Rev. gén. de Bot.*, 1918, et t. XXXI, p. 10, 1919).

30. Mirande (M.), Sur l'origine de l'anthocyanine, déduite de l'observation de quelques Insectes parasites des feuilles (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CXLV, p. 1300, 1907).

31. Mirande (M.), Influence de la lumière sur la formation de l'anthocyanine dans les écailles des bulbes de Lis (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CLXXV, p. 496, 1922).

32. Molisch (H.), Ueber amorphes und kristallisiertes Anthocyan (*Bot. Ztg.*, pp. 105, 159).

33. Molisch (H.), Mikrochemie der Pflanze, Iéna, p. 263 et p. 180, 1921.

34. Molliard (M.), Production expérimentale de tubercules blancs et de tubercules noirs à partir de graines de Radis rose (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CXLVIII, p. 573, 1909).

35. Molliard (M.), Obtention artificielle de pétales panachés chez l'Œillette blanche (*C. R. Soc. de Biol.*, t. LXXXII, p. 403, 1919).

36. Molliard (M.), Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs (*Rev. gén. de Bot.*, t. XIX, p. 241, 1907).

37. Morkowine, Recherches sur l'influence des anesthésiques sur la respiration des plantes (*Rev. gén. de Bot.*, t. XI, pp. 289, 341, 1899).

38. Nicolas (G.), Contribution à l'étude des relations qui existent dans les feuilles entre la respiration et la présence de l'anthocyane (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXXI, p. 161, 1919).

39. Noack (K.), Untersuchungen über den Anthocyanstoffwechsel auf Grund der chemischen Eigenschaften der Anthocyangruppe (*Zeitschr. f. Bot.*, Heft 10, 1918).

40. Noack (K.), Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthocyanen (*Zeitschr. f. Bot.*, Heft 1, 1922).

41. Overton (E.), Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXIII, p. 223, 1899).

42. Palladine (W.), Ueber die Bildung der Atmungschromogene in den Pflanzen (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, Berlin, Bd. XXVI, p. 389, 1908).

43. Rosé (E.), Étude des échanges gazeux et de la variation des sucres et des glucosides au cours de la formation des pigments anthocyaniques dans les fleurs de *Cobæa scandens* (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXVI, p. 257, 1914).

44. Rosenheim (O.), Observations on Anthocyanins. — I. The anthocyanins of the young leaves of the grape vive (*Bioch. Journ.*, vol. XIV, p. 178, 1920).

45. Shibata, Shibata et Kasiwagi (*Journ. Amer. Chem. Soc.*, vol. XLI, p. 208, 1919).

46. Sigmund (W.), Ueber die Einwirkung von Stoffwechselendprodukten auf die Pflanzen (*Biochem. Zeitschr.*, Bd. LXII, p. 299, 1914).

47. Treub (M.), Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes (*Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg*, vol. VIII, 2e série, 1909).

48. Tunmann (O.), Ueber kristallinische Ausscheidungen in einigen Drogen (Hesperidine) usw. (*Verh. Naturf. Ges. Salsburg*, II, p. 113, 1910).

49. Verschaffelt (E.), On the prussic acid in the opening buds of Prunus (*Koninklijke Akad. v. Wetensch. te Amsterdam*, p. 31, 1902).

50. Vintilesco, Recherches biochimiques sur quelques sucres et glucosides (*Thèse Doct. Sc. nat.*, Paris, 1910).

51. Weevers (Th.), Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside (*Rec. Trav. bot. néerland.*, t. VII, p. 1, 1910).

52. Weigert (L.), Beiträge zur Chemie der roten Pflanzenfarbstoffe (*Jahrber. d. önol. u. pomol. Lehranstalt z. Klosterneuburg*, 1894-1895).

53. Wheldale (Miss), The anthocyanin pigments of Plants, Cambridge, 1916.

54. Wheldale (Miss), On the nature of anthocyanins (*Proc. Phil. Soc. Cambridge*, vol. XV, p. 137, 1909).

55. Wheldale (Miss), On the formation of anthocyanins (*Journ. Geneticis*, I, p. 133, 1911).

56. Willstatter (R.), Untersuchungen über Anthocyane [*Liebigs Ann. d. Chemie*, pp. 401 (1913), 404 (1915), 412 (1917)].

57. Willstatter (R.), Ueber die Farbstoffe der Blüten und Früchte (*Sitzungsber. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss.*, p. 402, 1914).

58. Willstatter (R.) und Mallison, Ueber die Verwandtschaft der Anthocyane und Flavone (*Sitzungsber. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss.*, p. 769, 1914).

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME IV

Actualités biologiques :

ACTUALITÉS BIOLOGIQUES

APPLICATIONS INDUSTRIELLES D'UNE GRANDE DÉCOUVERTE FRANÇAISE

Un fait industriel très important vient de se produire ces derniers temps : la technique délicate et de caractère essentiellement scientifique, qui a été inventée par Noël Ber-

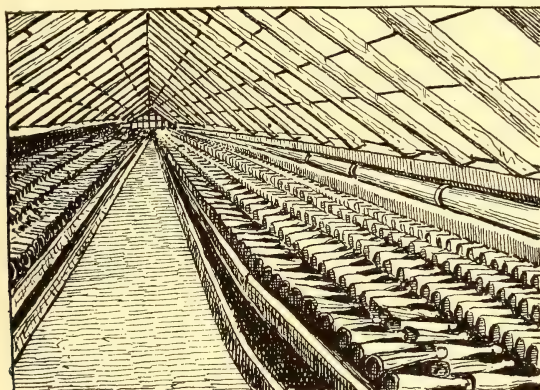


Fig. 1. — Serres de la maison anglaise Charlesworth représentant une multitude de flacons de culture dans lesquels se fait l'élevage des graines d'Orchidées d'après la méthode de Noël Bernard. (D'après l'*Orchid Review*.)

nard pour la culture des Orchidées, a été adoptée par un certain nombre de praticiens en France et à l'Étranger.

Nous avons des renseignements précis notamment pour l'Angleterre, où la culture de ces plantes de luxe tient une si grande place. Le numéro de mars 1922 de l'*Orchid Review* [*8*] (1) nous apprend les efforts remarquables d'un grand horticulteur, M. Charlesworth, pour remanier son outillage industriel. C'est grâce à l'intervention de M. Gurney Wilson, directeur

(1) Voir la liste à la fin de l'article pour les numéros entre crochets [ ].

actuel de la publication précédente (1), qu'en 1913 le chef de la firm de *Haywards Heath* fut mis en relation avec M. Rambottom du British Museum, en vue de l'introduction dans son exploitation des méthodes de Noël Bernard. La photographie que publie l'*Orchid Review* (fig. 1) permet de se rendre compte de l'amplitude des élevages aseptiques mis en train avec succès.

Nous avons eu des échos de résultats analogues obtenus

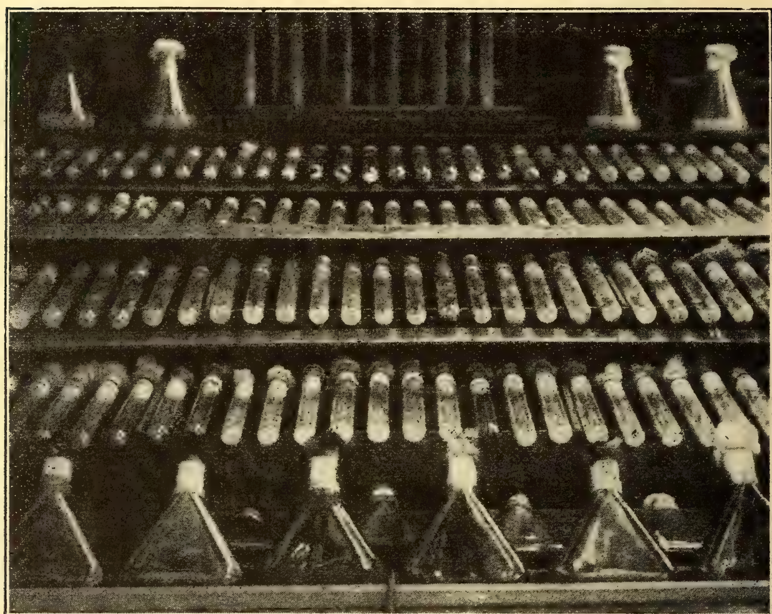


Fig. 2. — Coin des serres d'Armainvilliers de M. Edmond de Rothschild montrant les tubes cylindriques de culture couchés horizontalement dans un compartiment très chauffé et très humide, recevant largement la lumière. En avant, flacons plats triangulaires servant aussi à la culture. (Cliché de M. Bultel.)

en Belgique. Les publications du Dr Burgeff, qui a su le premier appliquer les découvertes de Bernard, sont des témoignages pour l'Allemagne.

Par notre enquête personnelle, nous avons pu nous rendre compte de ce qui a déjà été fait en France. C'est certainement le nom de M. Bultel qui doit être cité au premier rang,

(1) Dès 1906, l'ancien directeur Rolfs avait demandé à Noël Bernard l'autorisation, qui lui fut immédiatement accordée, de publier dans l'*Orchid Review* des photographies des tubes où il élevait les plantes.

car il a su organiser les serres d'Armainvilliers de M. de Rothschild sur un type nouveau et tout à fait intéressant. Nous avons été véritablement saisis d'admiration par l'habileté dont il a fait preuve, par la perfection de ce qu'il a réalisé.



Fig. 3. — Six tubes de culture renfermant les Champignons endophytes qui ont été extraits des racines de : 1, *Cattleya*; 2, *Vanda*; 3, *Odontoglossum*; 4, *Phalænopsis*; 5, *Oncidium*; et 6, *Cypripedium* (les numéros correspondent aux tubes de gauche à droite). (Cliché de M. Bultel.)

Nous lui sommes reconnaissants de tout ce qu'il a bien voulu nous montrer dans une récente visite et des très belles photographies ci-contre (fig. 2 à 28) qu'il a pu nous communiquer. Les résultats qu'il a obtenus sont considérables, et les serres de M. de Rothschild sont assurées de tenir le premier rang, dans un avenir prochain, quand les floraisons de toutes les nouveautés se produiront.

Nous savons que chez M. Julien Potin des résultats analogues ont été obtenus grâce à un travailleur biologiste.

Nous ajouterons que nous avons pu admirer chez M. Vacherot, à Boissy-Saint-Léger, les rapides progrès réalisés par



Fig. 4. — Culture de *Cattleya* dont les graines ont été ensemencées avec le *Rhizoctonia repens*. Tubes à gauche, cultures de deux mois. Tubes à droite, cultures de quatre mois (réduction d'un tiers). (Cliché de M. Bultel.)

cet habile praticien qui a maintenant bien en main la technique de l'isolement des Champignons et des inoculations aux graines récoltées aseptiquement (fig. 29 à 32).

Il serait évidemment inéquitable de ne pas rappeler ici les noms des ouvriers de la première heure, de ceux qui les premiers ont tendu une main secourable à Noël Bernard et

qui ont tout fait pour le soutenir sur le chemin parfois un peu rude et abrupt qu'il gravissait et devait le conduire à ses belles découvertes : Magne, Denis. Nous ajouterons celui de M. Liouville, dont les efforts sont très méritoires.

M. Bultel, à la date du 25 novembre 1920, a publié, à la Société d'Horticulture de France [2], une note sur la « germi-



Fig. 5. — Culture de *Rhizoctonia repens* extrait d'une racine de *Cattleya* (faible grossissement). (Cliché microphotographique de M. Bultel.)

nation des graines d'Orchidées à l'aide du Champignon endophyte ». Il est arrivé à isoler les pelotons des *Rhizoctonia*. Il reconnaît que cette opération, « la première et la plus importante de toutes, reste aussi la plus délicate ; toute l'attention doit être tournée vers elle ; le succès en dépend ». Équitablement, comme M. Rambottom [*10*] d'ailleurs (1), M. Bultel dit : « Je me suis inspiré des travaux du promoteur de la méthode Noël Bernard, qui furent pour moi un guide précieux ; parfois j'ai emprunté dans les ouvrages du Dr Hans

(1) Qui qualifie de « brilliant style » tout ce qu'a fait Noël Bernard.

Burgeff des données excellentes et, par leur application, obtenu des résultats satisfaisants. »

Il reconnaît que la méthode de culture aseptique préconisée par Noël Bernard, « sans beaucoup de succès, d'ailleurs, est *la plus recommandable.* Elle est cependant restée à peu près ignorée et, aujourd'hui encore, nous sommes bien peu en horticulture qui tentons de la faire sortir de l'ombre, espé-

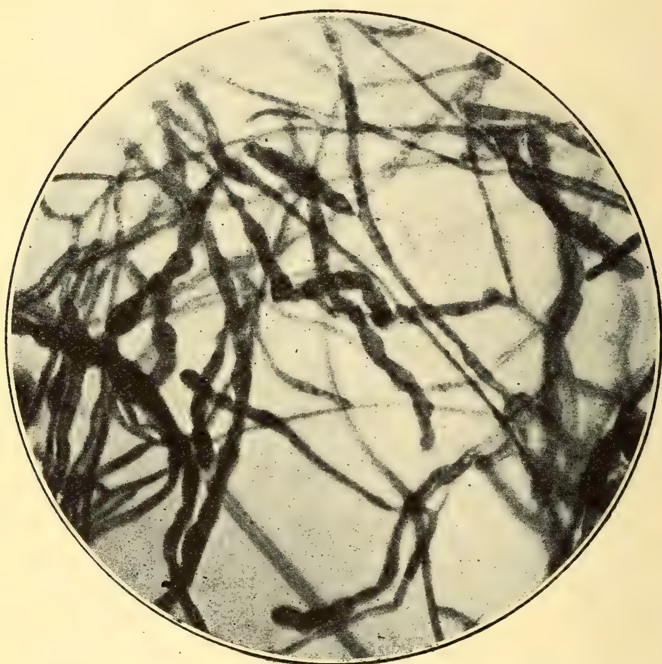


Fig. 6. — *Idem* (grossissement plus fort). (Cliché microphotographique de M. Bultel.)

rant qu'un jour proche elle entrera enfin en faveur. » D'après ce que nous avons pu voir à Armainvilliers (fig. 2 à 28) et ailleurs (fig. 1 et 29 à 32 de M. Vacherot), nous croyons que ce jour est arrivé.

Ce que nous avons constaté nous a remplis d'étonnement. On comprend l'hésitation qui a pu s'emparer de l'esprit des vieux praticiens quand on leur a parlé, pour la première fois, de cultures pures, d'isolement aseptique de graines, des Champignons qui se cachent dans les racines et dans les germinations. Tous les travaux et théories de Noël Bernard

devaient leur paraître un peu des romans d'un savant dévoyé, d'autant plus que certains scientifiques, peu satisfaits de voir se dresser une gloire grandissante, ont cherché à tourner en ridicule les efforts d'un homme qui a été aussi grand par son désintéressement que par sa puissance intellectuelle. L'esprit humain demeure, hélas ! invariablement le même, et l'histoire d'Aristide est toujours vraie. L'Athénien qui fit exiler ce grand citoyen parce qu'il était offusqué de toujours



Fig. 7. — Graines de *Cattleya*, récoltées aseptiquement, mises au contact d'une culture pure du Champignon endophyte (*Rhizoctonia repens*). (Cliché microphotographique de M. Bultel.)

l'entendre appeler « le juste » est demeuré inconnu : son nom aurait mérité d'être cloué à jamais au pilori de l'histoire.

M. Bultel ajoute : « La culture que nous pratiquons de préférence est la culture aseptique en tubes, sur milieux gélosés ou autres, ensemencés du Champignon endophyte ; ce procédé présente sur tous les autres le grand avantage d'une *réussite assurée*, et aussi celui de ne demander aucun soin depuis le jour du semis jusqu'au moment du repiquage des jeunes plantules, soit plusieurs mois après. »

Nous avons eu l'impression, en causant avec la nouvelle

génération de praticiens, que nous nous trouvions en présence d'hommes qui avaient été mûris d'une manière précoce par la guerre et qui, par leur esprit d'initiative et la souplesse de leur intelligence, étaient dignes du succès auquel ils parvenaient. Nous avons senti, au cours de nos visites, que nous assistions à l'éclosion d'un esprit nouveau. Souhaitons



Fig. 8. — Peloton du Champignon endophyte (*Rhizoctonia repens*) isolé dans une très jeune germination de *Cattleya* (à l'état de sphérule). Isolement fait par la méthode décrite par Noël Bernard. (Cliché microphotographique de M. Bultel ; object. : 6, ocul. 4 ; grossissement 600/3.)

qu'il se manifeste dans toutes les branches de l'activité industrielle française.

Autrefois, on a vu, sous l'influence de Pasteur, l'industrie des brasseurs se renouveler de fond en comble, des laboratoires très remarquables s'organiser à côté de l'usine, et la fondation du laboratoire de Carlsberg, en Danemark, est restée célèbre. Son fondateur, grand industriel, a gardé au

plus grand savant dont s'honore la France une reconnaissance qui a rejailli sur notre pays.

Les horticulteurs ne sont pas encore arrivés à ce point de différenciation, mais ils sont sur la bonne voie. Nous avons

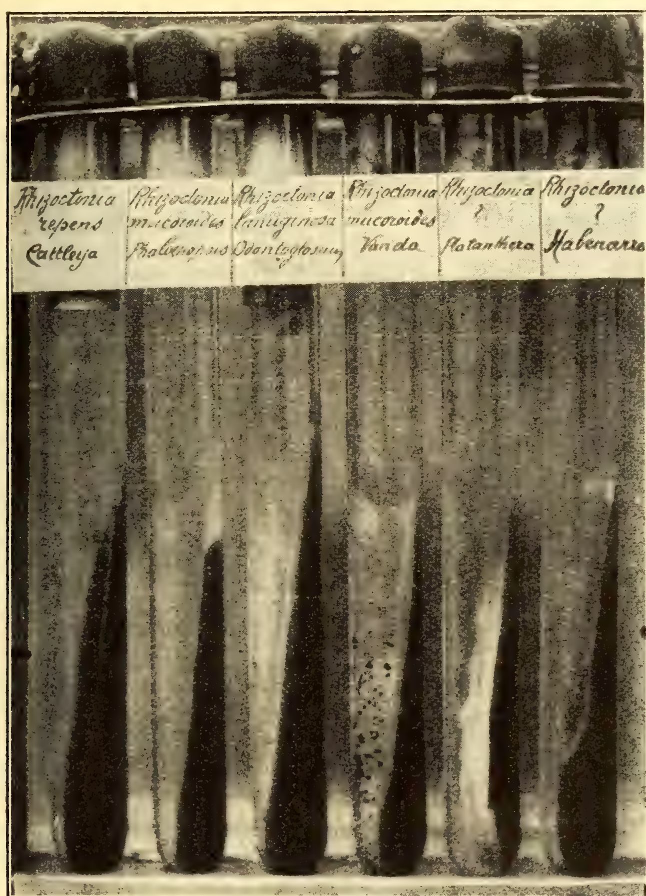


Fig. 9. — Diverses cultures symbiotiques pures de Champignons purs et de graine aseptiques (les noms sont sur chaque tube). (Cliché obtenu en 1919 par M. Bultel réduction d'un tiers.)

admiré d'ailleurs l'esprit pratique avec lequel ils ont résolu toutes les difficultés, la simplicité des appareils dont ils se servent, le caractère économique de toutes les manipulations qu'ils conduisent à bonne fin : certains se passent de gaz, d'autres obvient à l'absence de courant électrique ; ils substituent parfois à l'autoclave (fig. 10) une simple marmite, réa-

lisent en un mot industriellement toutes les opérations compliquées des cultures pures en les simplifiant.

En somme, toutes ces constatations curieuses ne doivent pas nous surprendre, car les semeurs d'Orchidées ont toujours été des hommes de premier ordre. De main en main depuis Salisbury (1802), Noisette (1835), Link (1840), Neumann (1844), Moore (1846-1849), Dominy (1858), Auguste Rivière



Fig. 10. — La salle de l'autoclave et de l'étuve annexée aux serres d'Armainvilliers. Le gaz n'y existe pas. (Cliché de M. Bultel.)

(1842-1856), ils ont su se passer le flambeau de la science horticole, qui était, dans le cas actuel, le secret de leur corporation [*4*].

La découverte majeure a été certainement faite ou perfectionnée par Dominy (1854-1880); mais le mystère n'a pas tardé à être dévoilé.

Quelques autres praticiens étaient arrivés à faire germer des graines d'hybrides et à en conduire le développement jusqu'à floraison. Ces floraisons sont des dates historiques. En 1876, Bowring édite le *Selenipedium* × *stĕnophyllum*; puis,

coup sur coup, apparaissent la même année : *Cypripedium* × *Swanianum* de Swan, qui travaillait chez Leech ; le *Lælio-Cattleya* × *Mylamiana* de Mylam, attaché à l'établissement de Rollinson. En 1878, le colonel Clay se signale par le *Zygopetalum* × *Clayi*.

En 1881, les noms de Barter et de Bleu sont à citer. Ce dernier devait acquérir de la notoriété, en 1889, par le

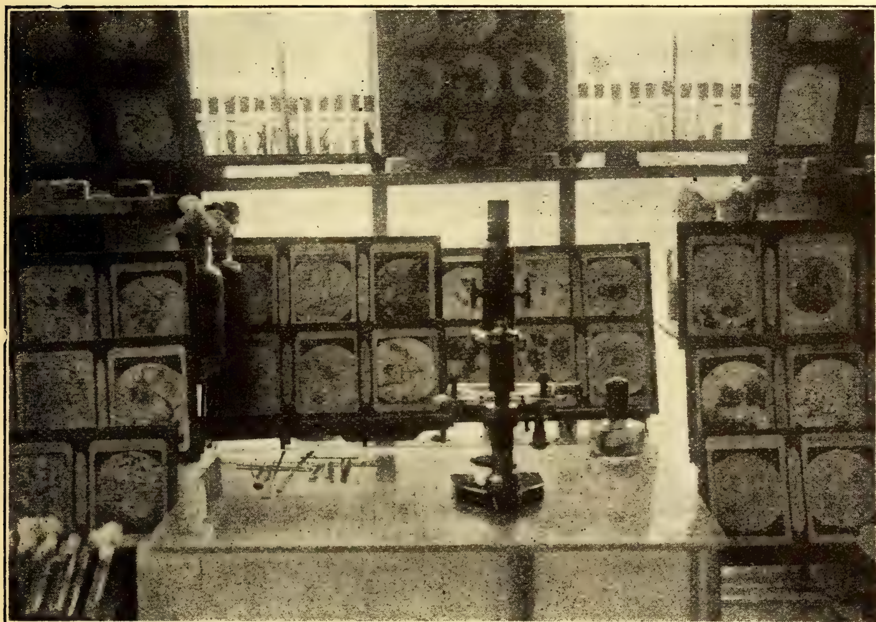


Fig. 11. — Petit musée qui a été installé dans un compartiment isolé dans les serres d'Armainvilliers. On y voit une collection de très belles microphotographies et des tubes où sont conservés les échantillons de racines et d'Orchidées qui ont fourni les Champignons endophytes étudiés. (Cliché de M. Bultel.)

Miltonia × *Bleuana* : c'était le premier nom français, celui d'un disciple de Rivière [*4*].

Les semeurs avaient donc fait des élevages merveilleux, et nous ne devons pas être étonnés de constater qu'ils se montrent aujourd'hui, tout à coup, aptes à devenir des biologistes expérimentés, des mycologues avisés, susceptibles de suivre le mouvement scientifique, d'être au courant de tout ce qui se publie dans le domaine qui les intéresse, de compulser les mémoires français et étrangers, même allemands, de faire

de la microphotographie (fig. 5 et suivantes) d'une manière remarquable, d'organiser même un petit musée (fig. 11) de

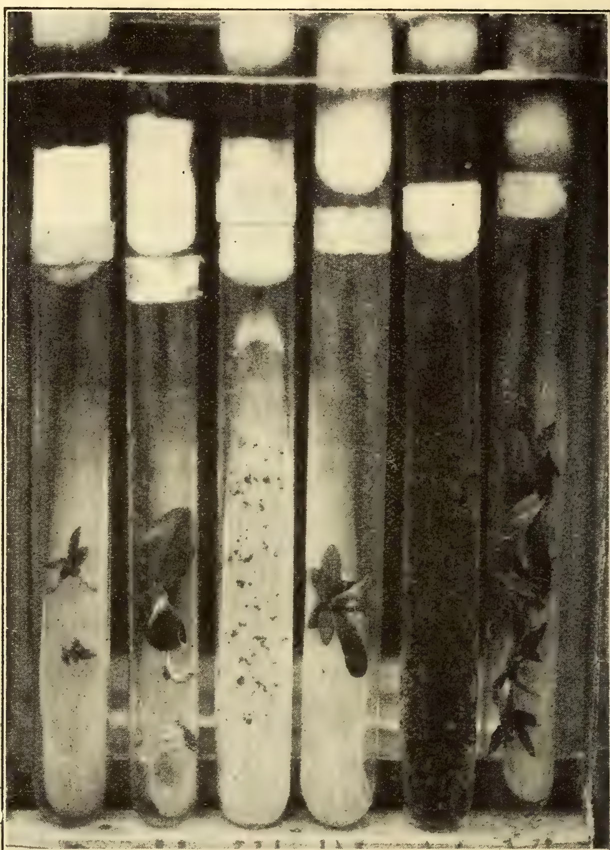


Fig. 12. — Six tubes contenant des plantes cultivées avec et sans Champignons.
1. *Vanda* sans Champignon, semé le 2/5/21, repiqué le 17/10/21.
2. *Phalænopsis* avec Champignon, semé le 8/5/20.
3. *Miltonia* sans Champignon, semé le 23/2/22, repiqué le 19/5/22.
4. *Vanda* avec Champignon, semé le 12/3/21, repiqué le 12/5/21.
5. *Miltonia* sans Champignon, semé le 23/2/22.
6. *Cattleya* avec Champignon, semé le 17/3/21, repiqué le 9/7/21.
L'avance des tubes avec Champignons se manifeste nettement. (Clichés de M. Bultel.)

documents précieux concernant les expériences qu'ils entreprennent.

Les semeurs d'Orchidées ont pendant longtemps formé une sorte de franc-maçonnerie très fermée, gardant mystérieusement les secrets industriels de la corporation, qui étaient

la source de la fortune des grandes firmes qu'ils ont su diriger pendant un demi-siècle.

Cependant beaucoup de mystères devinrent inutiles à la suite des travaux de Noël Bernard, car tout d'un coup l'empirisme expliqué s'est effondré.

En 1913, l'un des auteurs de cet article a eu l'occasion, en

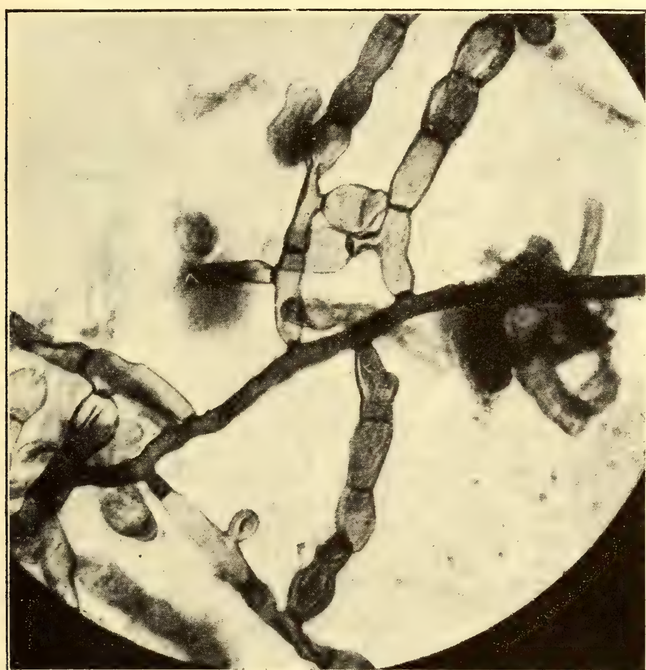


Fig. 13. — *Rhizoctonia lanuginosa* extrait d'une racine d'*Odontoglossum*. (Cliché de M. Bultel; fort grossissement.)

visitant un établissement horticole avec les auditeurs de son cours, de constater avec étonnement que le praticien qui reçevait très aimablement ces visiteurs les avait laissés pénétrer dans un réduit de ses serres où d'ordinaire on ne laissait pas entrer les profanes (1). On put savoir ainsi comment exactement opéraient les semeurs. Ils déposaient leurs graines sur des espèces de balles de toiles, remplies intérieure-

(1) Comme de juste, celui qui avait vu ces choses remarquables s'est bien gardé de les publier, n'en ayant reçu ni demandé l'autorisation. Mais l'indiscrétion aurait pu venir d'une autre source, car dans cette excursion horticole les personnes étrangères étaient nombreuses.

ment de Sphagnum vivant. Ces sortes de poupées étaient placées chacune dans des petits godets de 3 à 4 centimètres, qui étaient groupés au nombre de trois ou quatre, sous une cloche placée au-dessus, plongeant dans l'eau à la base, de manière à maintenir l'atmosphère saturée d'humidité (chaque pot était place sur une coupelle renversée, pour ne pas plonger directement dans l'eau).

« Tous les semeurs, dit M. Bultel, se sont rendu compte

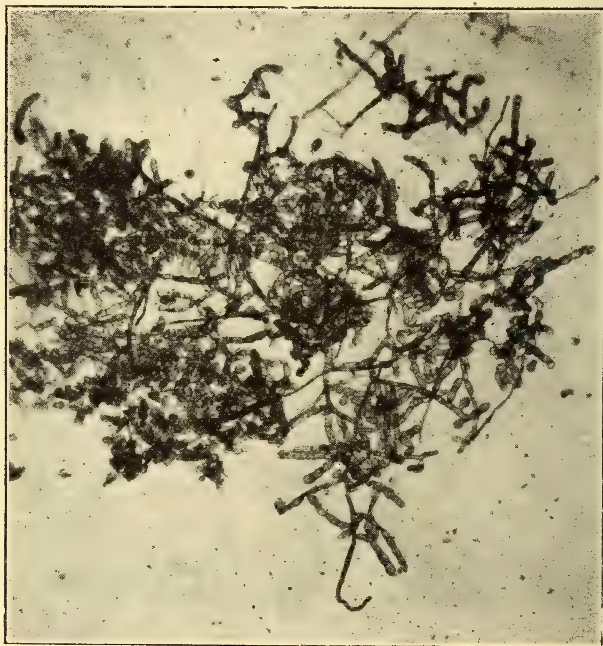


Fig. 14. — *Idem* (faible grossissement.)

que cette germination est très inconstante : les échecs sont aussi fréquents que les succès constatés. Les premiers sont dus évidemment à l'*absence*, les seconds à la *présence* naturelle du Champignon favorable, envahissant, à l'insu du cultivateur, le milieu où les graines sont semées. »

On a obtenu « un rendement supérieur avec les semis faits sur un compost approprié, contenu dans des pots à la surface desquels seront placés *quelques morceaux de racines d'Orchidées*, et ce rendement sera encore plus probant si l'on s'assure par un examen au microscope que les tronçons de racine employés

recèlent dans leurs tissus le Champignon endophyte ».

Les conceptions de Noël Bernard expliquaient toutes ces particularités. Quand on lui objectait au début de ses recherches, qu'en semant des graines de *Cattleya* sur de la sciure de bois neuve (Bert) ce n'était pas le Champignon qui pouvait produire la germination, puisque le compost était neuf, il répondait, après avoir fait des coupes dans les plantules,



Fig. 15. — Champignon de *Brassavola Digbyana*. (Cliché de M. Bultel ; fort grossissement.)

qu'il y avait trouvé les mycorhizes. Le Champignon avait donc été apporté par un processus quelconque, probablement par l'air, car, à force de cultiver des *Cattleya* dans une serre, l'atmosphère pouvait se trouver infestée de *Rhizoctonia*.

Cette hypothèse explique pourquoi une serre à *Cattleya*, qui donnait des semis admirables, ayant été repeinte, a cessé tout à coup de réussir les semis (renseignement de M. Bultel). Ces faits peuvent être rapprochés de ceux que l'on connaît pour les caves à fromage de Brie, où, pendant un certain temps, on récolte des fromages de première qualité parce que

le bon Champignon y existe ; ces caves peuvent tout à coup perdre leur valeur industrielle parce que le bon Champignon a été remplacé par un autre médiocre ou même mauvais.

Nous conclurons de toutes nos observations que non seulement l'extraction des Champignons des racines donne toujours les types qu'a rencontrés Noël Bernard (1), mais, en les ensemençant purement, la germination s'opère avec la régu-

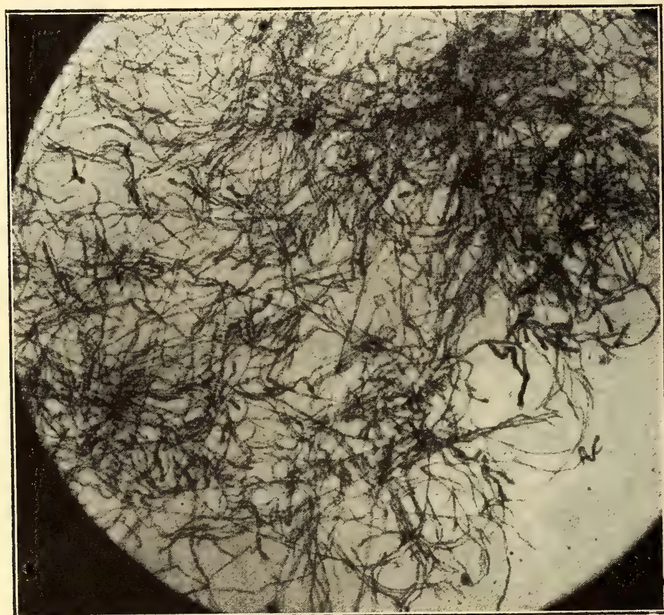


Fig. 16. — *Idem* (faible grossissement).

larité qu'il avait annoncée. On peut donc être assuré que les belles découvertes de ce savant français vont contribuer à donner un puissant essor à une industrie de premier ordre.

Certains esprits chagrins pourront émettre l'opinion qu'un

(1) Pour ne citer qu'un exemple particulier, mais que nous considérons comme typique, un *Vanda cærulea* qui nous a été fourni par M. Vacherot nous a permis d'isoler un *Rhizoctonia* du type *mucoroides*, ressemblant tout à fait à l'espèce fungique existant dans les racines de *Vanda tricolor* (*Bull. Mus. d'Hist. nat.*, 1912, 245). Or la première espèce de *Vanda* habite les montagnes de l'Inde (monts Khasia), la seconde est de Java. Malgré l'éloignement des plantes hospitalières, les Champignons sont très voisins, peut-être identiques. Les types isolés par M. Bultel d'une part, M. Vacherot de l'autre, sont semblables aux nôtres.

pareil succès n'est peut-être pas bien établi et que la roche tarpéienne est près du Capitole. Ils vont se trouver réconfortés par ce qui va suivre ; qu'ils ne se hâtent pas trop cependant de manifester leur satisfaction, cela pourrait les conduire à des déceptions.

Le 13 octobre 1921, M. Bultel a présenté à la Société d'horticulture douze tubes contenant chacun une plante repiquée avec *Rhizoctonia mucoroides* de *Phalænopsis* et de *Vanda* [3].



Fig. 17. — Champignon de *Brassavola Digbyana*. Culture de neuf mois. Le filament moniliforme se termine par une cellule différenciée. (Cliché de M. Bultel, grossissement : 600/3.)

Mais, en plus, il a montré quatre tubes contenant chacun six jeunes plantes de *Vanda tricolor*, *Vanda cærulea* obtenus *sans Champignon* (fig. 12).

M. Bultel concluait :

« Nous sommes donc autorisé à penser que la germination des graines d'Orchidées, *Vanda* et *Phalænopsis* compris, peut être espérée sans avoir recours au Champignon endophyte. Ce serait une méthode très simplifiée, l'isolement et la culture de ce Champignon restant toujours laborieux. Des essais orientés dans ce sens m'ont donné des résultats satis-

faisants deux fois répétés. D'autres expériences en cours nous fixeront définitivement à ce sujet. »

Ce résultat, que M. Bultel a bien voulu nous montrer, ne nous étonne pas plus que lui-même, qui sait parfaitement que Noël Bernard a très bien vu pour les *Cattleya* et les *Lælia* qu'on peut les élever en milieux sucrés, sans mycorhizes ; mais ce dernier a établi avec rigueur qu'avec le Champignon

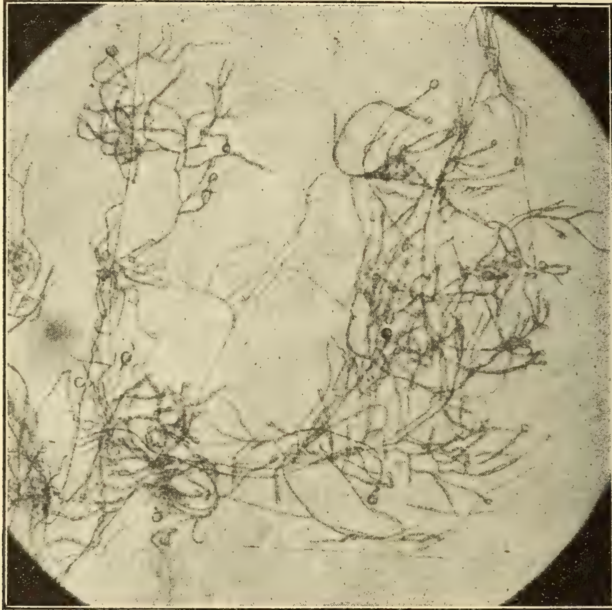


Fig. 18. — *Idem* (grossissement : 80).

favorable le développement était toujours plus avancé. Une culture d'un mois avec Champignon était supérieure à une culture de trois mois et demi, sans endophyte.

M. Bultel a fait une constatation *absolument confirmative* de ce qu'avait vu Noël Bernard : les Champignons lui ont paru, comme à nous, des ouvriers plus habiles que l'Homme, qui conduisaient la plantule plus loin. Bien souvent, sur milieu gélosé sucré concentré, on obtient la germination. Il faut des concentrations plus fortes pour les *Odontoglossum* et la *Phalænopsis* que pour les Cattleyées (20 p. 1 000 de sucre pour *Odontoglossum* et *Phalænopsis* et 15 ou 10 pour les

Cattleya). Il y aurait donc là une confirmation des observations de Noël Bernard sur le *Bletilla* et les Cattleyées : dans les cultures sans Champignons, des concentrations de plus en plus fortes agissent comme des Champignons de plus en plus virulents dans les cultures infestées (1).

Ces germinations aseptiques se font suivant le même type que les germinations normales (elles sont seulement plus

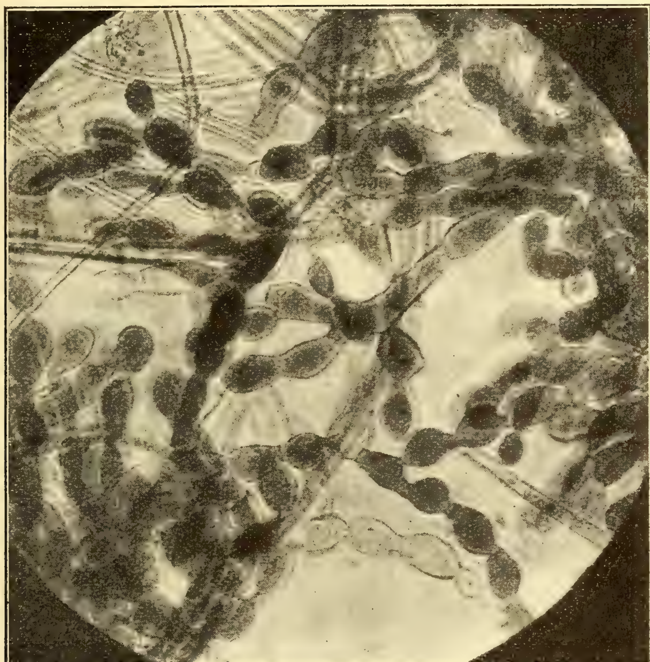


Fig. 19.— *Rhizoctonia mucoroides* de *Phalænopsis.* (Cliché M. Bultel; fort grossissement.)

lentes), avec formation d'un protocorme. Mais, au bout d'un

(1) Contrairement au Dr Burgeff, M. Bultel admet, comme Noël Bernard, que la virulence des Champignons est susceptible de varier. Cela résulte de toutes les observations qu'il a pu faire à Armainvilliers ; la grosse difficulté, c'est de posséder le Champignon ayant la virulence nécessaire.

Le Dr Burgeff a mis en doute cette variation de la virulence. M. Bultel nous a cité un fait qui montre combien il est dans l'erreur. Il s'est servi, déjà avant la guerre, des composts envoyés par le Dr Burgeff (Sphagnum inoculé de l'endophyte expédié en bouteille) pour l'élevage de diverses graines. Or, M. Bultel a constaté à plusieurs reprises que le compost agissait d'ordinaire efficacement pour amener la germination ; mais il s'est plaint parfois quand l'insuccès était complet : *l'endophyte avait perdu sa virulence*. Le Dr Burgeff a été mis en demeure d'envoyer à nouveau un compost actif.

certain temps, les plantules jaunissent, semblent dépérir. On peut alors les régénérer en leur inoculant le Champignon.

Des expériences intéressantes, en cours d'exécution, consistent à transporter successivement ces germinations aseptiques dans des milieux de moins en moins concentrés ; alors elles reverdissent.

Bernard a d'ailleurs conçu l'expérience ainsi réalisée. « Pour les Orchidées comme les *Cattleya* dont l'asservisse-

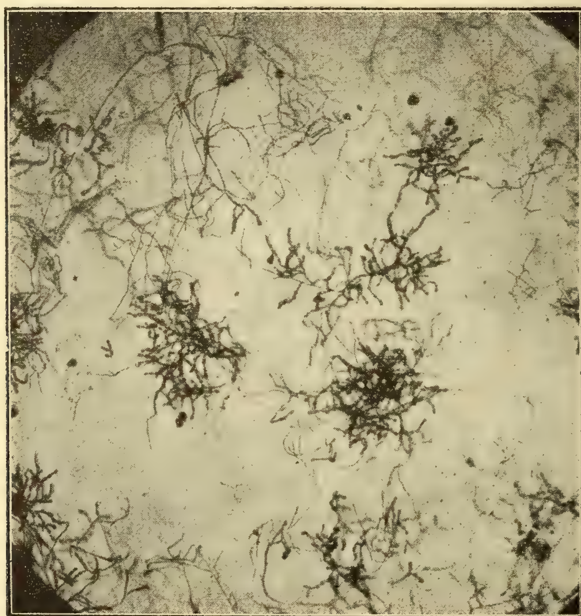


Fig. 20. — *Idem* de *Phalænopsis Schilleriana* (faible grossissement ; object. : 3 ; ocul. : 4).

ment à la symbiose est plus strict, dit-il, on pourrait tenter, une fois la germination autonome réalisée *par l'action d'une solution concentrée*, de poursuivre la culture de génération en génération *sur des milieux de plus en plus dilués* et toujours sans Champignons. L'expérience n'est pas faite, et sans doute elle serait longue » (p. 23) [*1*].

M. Bultel non seulement a pu la réaliser, mais il a été plus loin : il a fait sortir des tubes ces plantes sans Champignons, et il a continué l'élevage en pot, par la méthode de culture ordinaire.

Quel sera le sort de ces plantes nouvelles? Il est assez difficile de l'annoncer quand on n'est pas prophète ; mais ce que l'on peut affirmer cependant, c'est que ce seront des plantes nouvelles, puisqu'elles ne seront pas symbiotiques (Voir la note mise à la page XXXIV). Leur évolution sera vraisemblablement autre que celle d'un type normal.

D'ailleurs, le cas du *Bletilla* si bien étudié par Bernard doit



Fig. 21. — *Rhizoctonia mucoroides* extrait de *Vanda*. (Cliché de M. Bultel ; fort grossissement.)

être toujours présent à l'esprit quand il est question d'Orchidées asymbiotiques. On sait que, sans Champignon, la plante est malingre ; elle ne tuberculise que si le Champignon pénètre dans ses racines au cours de son développement. Son évolution ne paraît donc régulière que si la symbiose s'établit, et c'est probablement une condition de la floraison.

M. Rambottom, que nous citions plus haut [*10*], remarque que, dans la germination des *Cattleya*, la première racine et les suivantes qui sortent du tubercule germinatif sont toujours dépourvues de Champignon, et c'est plus tard, dans le cours

du développement, que l'invasion s'opère. Il peut donc arriver pour ce genre, au cours des rempotages, que la plante perde ses mycorhizes, et l'un de nous a eu récemment l'occasion de constater un fait de cette nature pour le *Cattleya labiata* var. *autummalis* [*5'*]. Bernard avait d'ailleurs signalé le fait pour un certain nombre de types, mais il n'envisageait pas ce mode de végétation comme normal, et il y a tout lieu

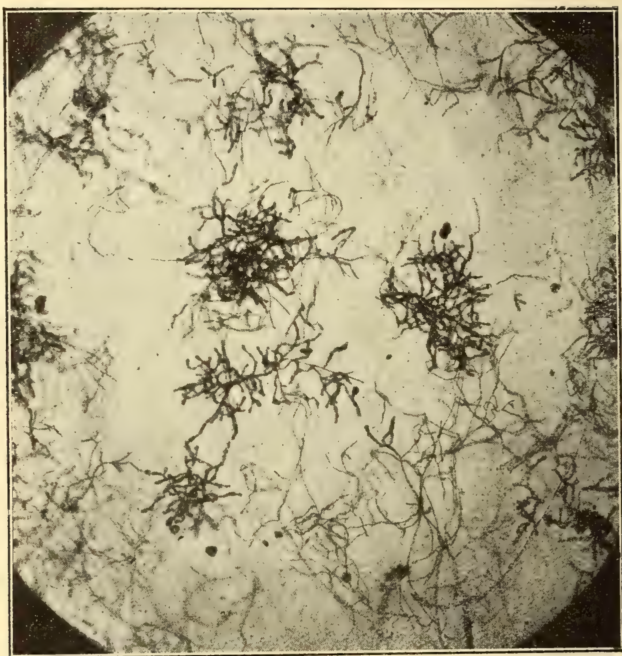


Fig. 22. — *Idem* (faible grossissement).

de penser qu'il avait raison, si l'on tient compte des observations sur les plantes qui vivent à l'état sauvage et qui sont toujours symbiotiques.

Si, comme l'annonce M. Bultel, les praticiens se mettent à faire des élevages sans Champignons (1) de plantes telles que les *Phalænopsis* et la *Vanda*, peut-être auront-ils des mécomptes. Il s'agit d'espèces où la symbiose paraît plus incrustée, où l'évolution sera peut-être plus troublée par les nouvelles conditions de vie.

(1) M. Vacherot, au cours d'une récente visite, nous a montré également des cultures asymbiotiques sur gélose sucrée.

Une remarque que l'un de nous a entendu faire à M. Vacherot mérite d'être mentionnée ici. Il s'agissait du *Vanda cærulea*, dont il avait dans ses serres de nombreux pieds qui avaient été bouturés par le procédé ordinaire qui sert à la propagation des espèces monopodiales ; ce praticien constatait que, sur les pieds ainsi obtenus, certains ne fleurissaient jamais. Or ce mode de bouturage est un procédé très favorable pour faire perdre à l'Orchidée le Champignon qu'elle possède dans ses racines. En examinant des boutures nouvelles de cette

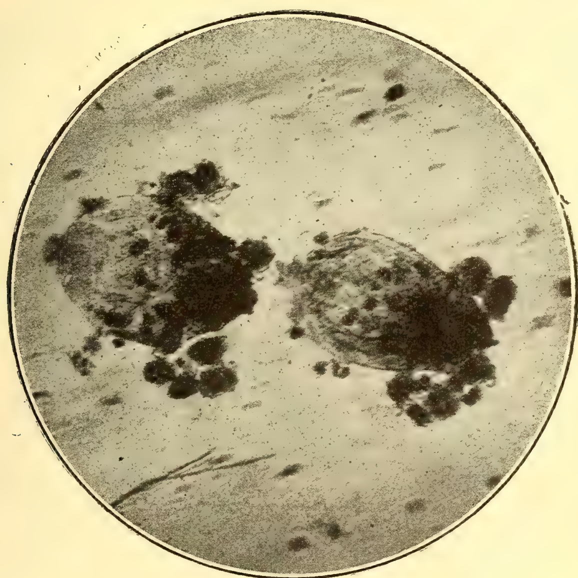


Fig. 23. — Graines de *Vanda* envahies par le Champignon. (Cliché de M. Bultel.)

origine dont les racines « commençaient à travailler » (selon l'expression des techniciens), au début de ce printemps, après le rempotage, nous avons retrouvé le Champignon non pas dans toutes les racines qui avaient été précédemment enterrées et qui étaient d'anciennes racines aériennes (sans Champignons normalement) ; mais nous avons pu trouver dans deux d'entre elles le Champignon caractéristique que nous avons pu extraire et cultiver. Nous avons acquis la certitude qu'il s'agissait bien d'un *Rhizoctonia* du type *mucoroides*. Comment était-il venu là ? Nous n'en savons rien, puisque le compost était neuf, et l'on nous a affirmé que l'on ne mettait aucun fragment de

racine pourvu de Champignon dans le mélange d'Osmonde et de Sphagnum. Les mycorhizes seraient-elles dans ces deux dernières plantes formant le compost ? C'est bien peu probable. Le *Rhizoctonia* pourrait-il se propager par l'air dans une serre où on élevait des centaines de plantes de la même espèce? Mais alors il est très possible que quelques-uns de ces pieds

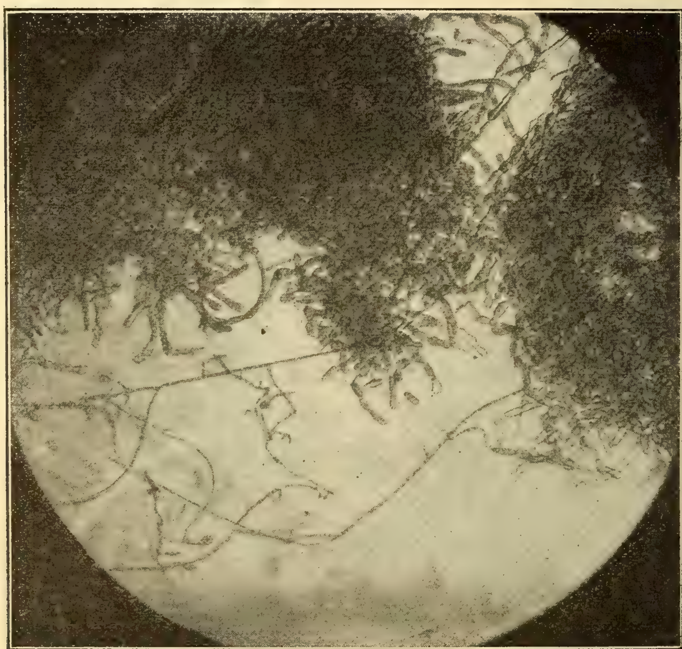


Fig. 24. — Champignon de *Miltonia vexillaria*. (Cliché de M. Bultel ; object : 3 ; ocul. : 8.)

échappent à la contamination spontanée, et ce sont peut-être ces pieds qui ne fleurissent jamais.

On peut se demander, à l'occasion de la remarque précédente, si les fragments de tiges ainsi bouturées ne seraient pas susceptibles d'être pénétrées par le Champignon soit intérieurement, soit recouverts extérieurement.

Une observation faite tout récemment par M. Huber, à Vienne, sur le *Liparis Lœselii* [*6*], nous apprend que les Champignons, dans cette espèce, envahissent la tige et même les feuilles (1). C'est un cas qui rappelle ce que Miss Rayner a vu

(1) Le Champignon produit même ses articles-spores dans les cellules foliaires, comme on n'en observe d'ordinaire que dans les cultures pures.

pour les Éricacées. En cultivant par bouturage ce *Liparis* de manière à l'avoir sans Champignon, M. Huber a constaté non seulement qu'il ne fleurissait plus, mais qu'il finissait par mourir. Il note, fait anatomique intéressant à retenir, comme nous allons le voir plus loin, que dans les plantes affranchies de

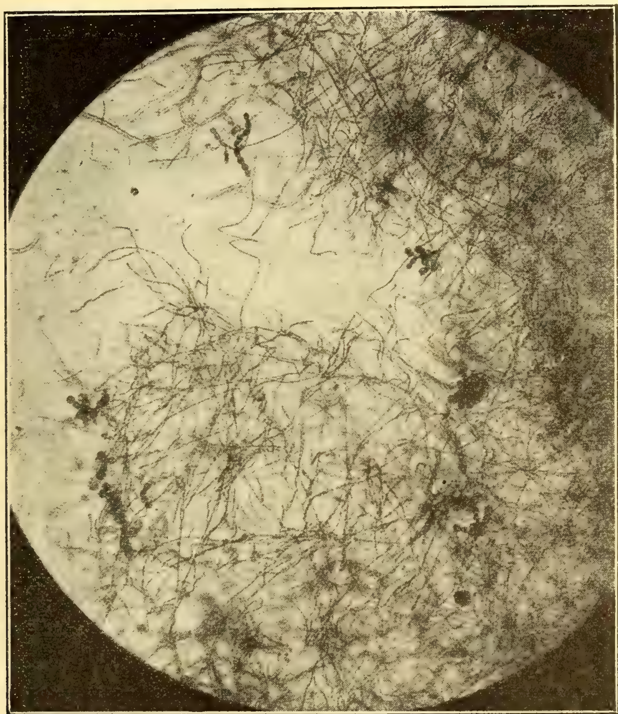


Fig. 25. — Champignon de l'*Eulophiella Peetertiana* (?). (Cliché de M. Bultel.)

mycorhizes les cellules corticales du rhizome sont *gorgées d'amidon*. M. Huber, à la suite de ces intéressants essais, conclut que « la nécessité du Champignon même pour les plantes adultes est ainsi prouvée » (*Die Unentbehrlichkeit des Pilzes auch für die erwachsene Pflanze ist damit erwiesen*) (1).

Toutes ces remarques sont intéressantes à retenir à l'occasion des nouvelles tentatives d'élever les Orchidées sans Champignons. De pareilles opérations ne seront peut-être pas

(1) P. 327, en note.

sans danger financièrement, si l'on veut les entreprendre sur une vaste échelle. L'avantage des nouvelles méthodes, c'est qu'on peut maintenant espérer avoir des milliers de pieds d'une plante issue d'une capsule ou de plusieurs, mais encore faut-il que ces plantes soient destinées à fleurir ou à se comporter normalement, à ne pas dégénérer.

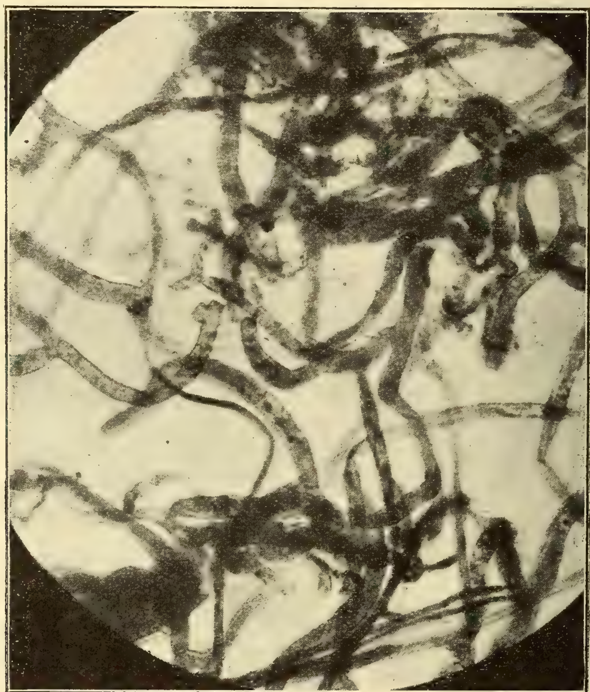


Fig. 26. — Champignon du *Platanthera chlorantha*. (Cliché de M. Bultel; fort grossissement.)

M. Knudson vient de publier, dans la *Botanical Gazette* [7], un travail intéressant qui donne une extension nouvelle aux études asymbiotiques précédentes.

Ses recherches n'ont porté jusqu'ici que sur les *Cattleya* et les *Lælia* (et aussi sur un *Epidendrum*), qu'il a pu élever sur des milieux minéraux additionnés de substances sucrées. Il a constaté que le fructose était plus efficace que le glucose et que les graines récoltées d'une manière quelconque et aseptisées par l'hypochlorite de chaux germaient aisément sans Champignon en milieu aseptique.

M. Knudson a additionné avec succès les *milieux sucrés* d'extraits de diverses plantes (pomme de terre, blé, levure, etc.) ; quand ces dernières substances agissent seules, elles ne produisent qu'un léger gonflement des graines, ce que Noël Bernard a obtenu sous l'influence de milieux très dilués.

M. Knudson a même obtenu un résultat germinatif, *toujours en milieu sucré*, avec des cultures de *Bacillus radicicola*, d'*Actinomyces* (1). Tout cela semblerait indiquer que toute

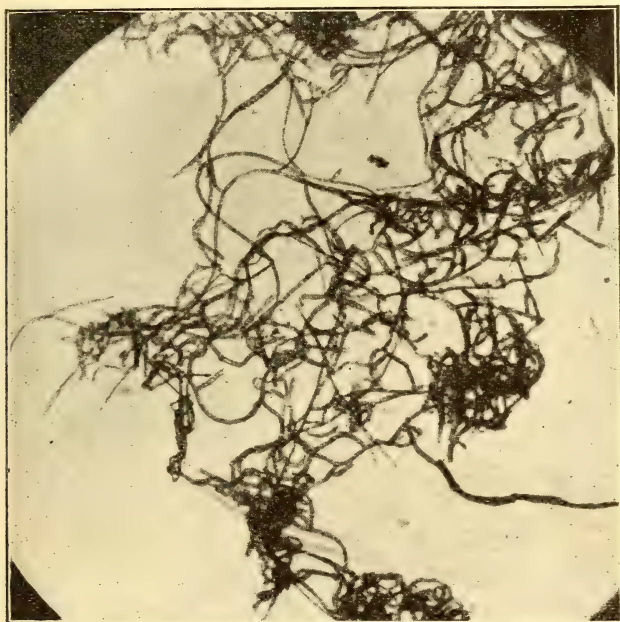


Fig. 27. — *Idem* (faible grossissement).

la théorie de la symbiose imaginée par Noël Bernard est un pur roman. C'est la conclusion que paraît disposé à tirer l'auteur américain. Il fait même un calcul qui témoigne peut-être de sa naïveté.

Il cite une phrase du mémoire de Noël Bernard qui, à l'entendre, serait un aveu. « Depuis cinq années, j'ai semé les graines de diverses espèces dans des tubes de cultures, qui

(1) Cela même n'est pas nouveau ; Noël Bernard (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e série XIV, 248) a signalé que « les Champignons qui ne sont pas agents de formation de mycorhizes peuvent avoir une importance et être des commensaux habituels utiles ».

contenaient chacun en moyenne une centaine de graines, et j'ai inoculé ensuite chaque série de semis avec des Rhizoctones extraits des racines. Tout compte fait, j'ai réussi à obtenir *quelques centaines* de plantules viables, mais je reste au-dessous de la réalité en estimant à *50 000* le nombre total des graines sur lesquelles mes expériences ont porté. »

Il résulterait de ce calcul, qui est cité d'une manière assez

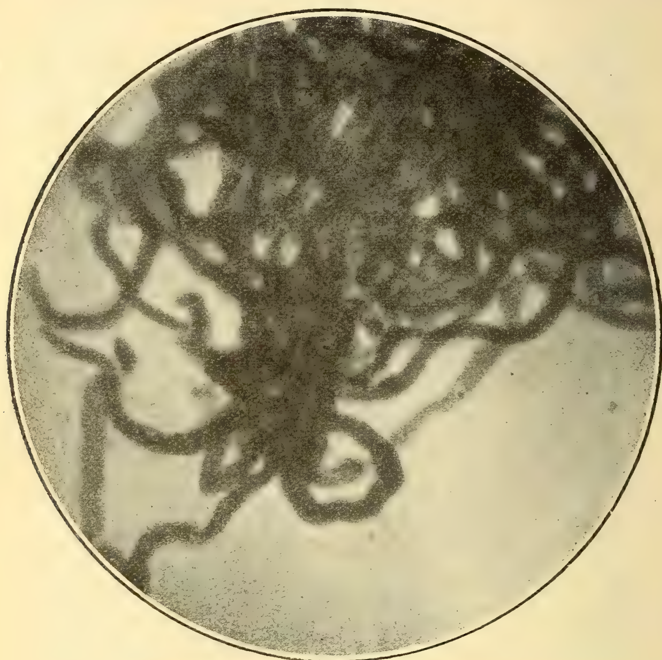


Fig. 28. — Peloton fungique isolé d'une racine de *Cymbidium* par la méthode de Noël Bernard. (Cliché de M. Bultel.)

peu bienveillante, que Noël Bernard n'a jamais rien fait et qu'en somme il a échoué tout le temps. Or, quand on lit le beau mémoire qui illustrera à jamais le nom du savant français, on s'aperçoit aisément qu'il annonce des résultats merveilleux, des succès sur toute la ligne, des triomphes presque invraisemblables. L'idée qui vient à l'esprit de gens peut-être plus avisés que M. Knudson, ce n'est pas qu'il annonce trop peu de résultats, mais au contraire qu'il y en a trop, qu'ils sont invraisemblables, impossibles, que jamais l'expérience ne peut montrer tout cela. Malheureusement, pour ces derniers

adversaires, le Dr Burgeff a revu les mêmes choses que Bernard ; les photographies qu'il a publiées ont entraîné la conviction. Depuis cette époque, les confirmations se multiplient (Bultel, Charlesworth, Vacherot, Julien Potin, etc., et bien d'autres), et leur ensemble va devenir formidable. Et M. Knudson vient nous dire qu'il ne croit pas à la symbiose ; nous n'hésitons pas à affirmer qu'il se trompe complètement. Il y a eu autrefois certains contradicteurs qui soutenaient contre Pasteur que les

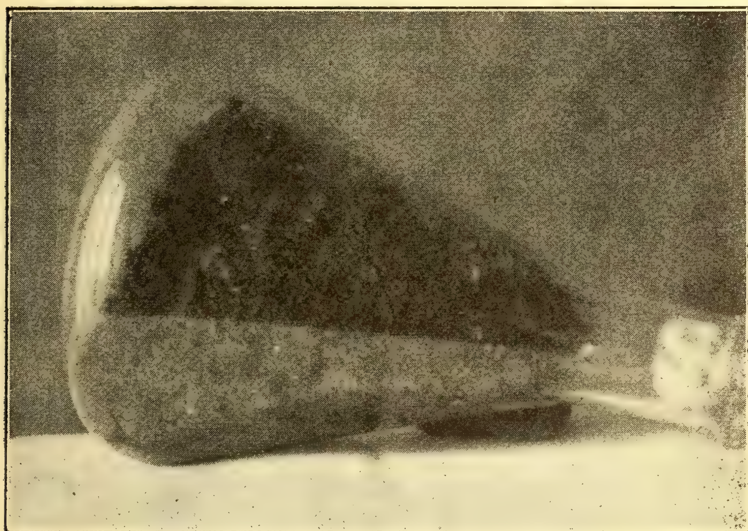


Fig. 29. — Flacon de culture contenant un mélange de *Sphagnum* et d'*Osmonda* dans lequel on fait, dans les serres de Boissy-Saint-Léger, l'élevage des graines d'Orchidées récoltées aseptiquement (*Vanda*) et qu'on ensemence avec la culture du *Rhizoctonia mucoroides*. (Cliché de M. Vacherot.)

Bactéries n'existaient pas ou n'avaient aucun rôle. Leurs noms ont sombré à jamais dans la déconsidération.

Peut-être M. Knudson aurait-il été prudent de ne pas se hâter de tirer de pareilles conclusions. On remarque, en effet, en lisant le travail de la *Botanical Gazette*, que l'auteur n'est pas parvenu à isoler le Champignon des racines d'Orchidées; il dit expressément : « *Unfortunately I have not as yet succeeded in satisfactorily isolating the organism stated as necessary by Bernard.* » Il n'a donc pas pu se rendre compte ni de la nature des espèces fungiques que l'on extrayait ainsi, ni de leur mode d'action.

Nous croyons devoir insister ici sur ce que nous avons dit plus haut en note : dans les racines du *Vanda cærulea,* espèce des montagnes de l'Inde, nous avons trouvé un Champignon extrêmement voisin, peut-être identique à celui qu'hébergent les racines du *Vanda tricolor* de l'Archipel de la Sonde. S'il

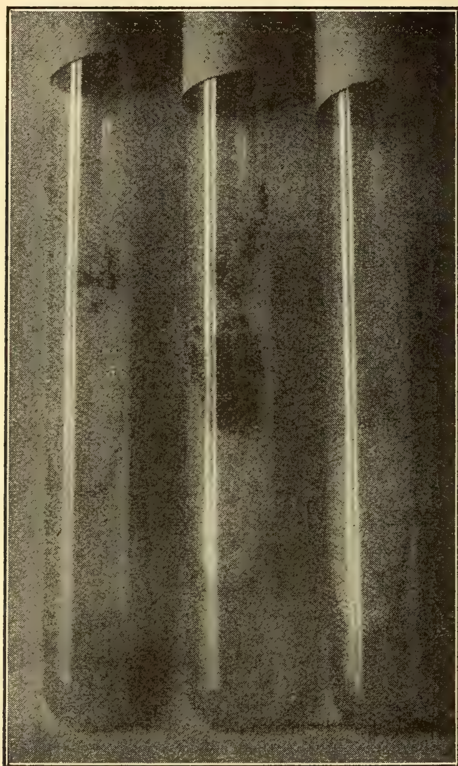


Fig. 30. — Serres de Boissy-Saint-Léger. — Trois tubes (de gauche à droite) : 1, culture de *Vanda* (20 jours) ; 2, *Vanda* (1 mois 1/2) ; 3, *Oncidium* (20 jours) (milieu Burgeff, l'amidon remplacé par du sucre). (Cliché de M. Vacherot.)

y a des différences, ce sont probablement celles de races géographiques. C'est là un résultat qu'il est important de ne pas négliger. C'est le même Champignon que nous avons vu dans les cultures de M. Bultel et de M. Vacherot. Il y a donc toujours association d'une espèce de *Vanda* avec le même *Rhizoctonia.* M. Knudson nous dira que cela est sans intérêt (1). Ignore-t-il que Wahrlich (1886) [*11*] a trouvé des Cham-

(1) Cela prouve, au contraire, que l'association existe depuis des siècles ;

pignons dans cinq cents racines d'Orchidées ; ne sait-il pas que, depuis cette époque, tous les observateurs ont confirmé ce résultat? Il y a deux ans, avec M. Dufour, l'un de nous a pu faire une constatation semblable sur un nombre incalculable de pieds de *Goodyera repens* [5] de la forêt de Fontainebleau, et toujours des racines on a pu extraire le même *Rhizoctonia Goodyeræ repentis*. Peut-on croire que la présence constante du même organisme dans une Orchidée est un

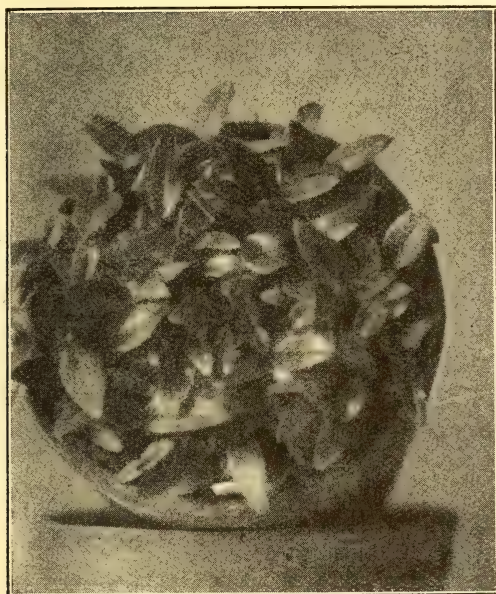


Fig. 31. — Serres de Boissy-Saint-Léger. Culture de jeunes *Cattleya* qui ont été obtenus par la germination artificielle des graines. (Clichés de M. Vacherot.)

phénomène négligeable? Est-ce qu'il viendrait à l'esprit de quelqu'un de dire qu'il n'y a pas symbiose dans les Légumineuses ?

Nous croyons que M. Knudson fera bien de se défier de ses élevages sans Champignons au point de vue financier. Nous attirons son attention sur un fait anatomique qu'il signale : ses embryons, dans ces conditions, sont bourrés d'amidon. Or un des rôles des Champignons qui pénètrent

c'est donc un facteur très important. On a trouvé d'ailleurs des mycorhizes à l'état fossile.

dans les embryons est de dissoudre cette substance (Magnus, Bernard, Magrou, etc., l'ont constaté); par conséquent, ses germinations ne sont pas normales. Nous rappelons que M. Huber a constaté la présence d'amidon aussi dans l'écorce des rhizomes qu'il élevait sans Champignons dans le cas du *Liparis Lœselii*; mais, dans ces expériences, la plante dégénérait et finissait par mourir.

En terminant l'étude de cette question, nous rappelons qu'en fait c'est Noël Bernard qui est l'inventeur des élevages sans Champignons comme avec Champignons. Il avait l'amour de la vérité poussé à un rare degré, et certainement il n'eût pas hésité à renoncer à la théorie symbiotique si cela lui avait paru nécessaire. Du fait que la culture en milieux concentrés produit les mêmes effets que la culture en présence des endophytes, Noël Bernard avait conclu que les Champignons agissent en élevant la concentration moléculaire de la sève intracellulaire des plantes. M. Knudson et d'autres avant lui (Pavillard [*9*]) adoptent une conclusion différente. Pour eux, le fait qu'il est possible de substituer à la symbiose, condition naturelle de vie, des conditions *artificielles* équivalentes prouve que le Champignon ne joue aucun rôle dans l'évolution de la plante. Cette singulière logique dénote une incompréhension totale de la pensée pourtant bien claire de Noël Bernard. Ce dernier avait d'ailleurs répondu par avance à ce genre d'objection, en des termes que l'on eût pu croire décisifs, mais qu'il n'est pas inutile de remettre sous les yeux de quelques contradicteurs : de même que l'on peut faire germer des graines d'Orchidées sans Champignons, en les semant sur des solutions concentrees, de même on connaît, dit Noël Bernard, « de multiples moyens pour faire développer des œufs vierges au laboratoire et aussi des cas de plus en plus nombreux de parthénogenèse naturelle. Toutes les découvertes faites à ce sujet ont-elles enlevé de la valeur à la théorie qui voit dans la fécondation la condition essentielle du développement des œufs ? » (*Évolution dans la symbiose*, p. 14.)

En somme, grâce à ces nouvelles méthodes industrielles, inventées par Noël Bernard, on verra, il faut l'espérer, baisser

le prix des belles fleurs qui ornent les serres. Les splendeurs les plus merveilleuses de la flore tropicale pourront sinon pénétrer dans la dernière chaumière, du moins figurer dans les demeures les plus modestes, ce qui contribuera à les parer d'une manière brillante.

En outre, en fournissant aux praticiens une technique précieuse pour mieux élever les plantules, en mettant les ger-

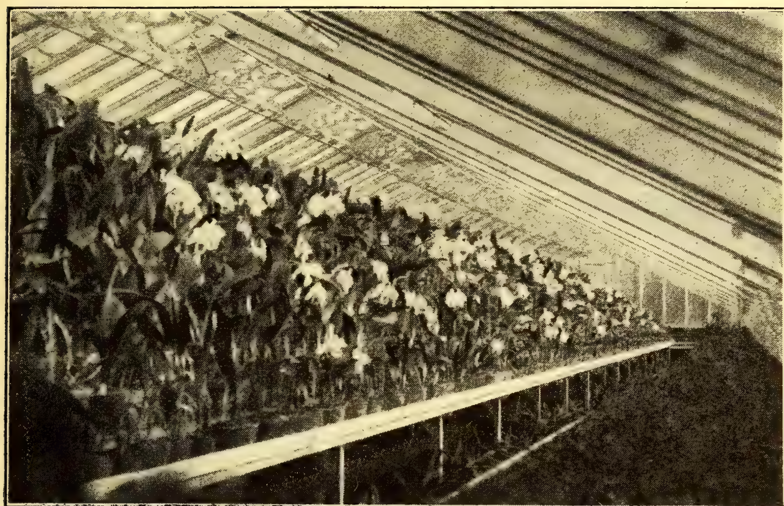


Fig. 32. — Serres de Boissy-Saint-Léger représentant les cultures de *Cattleya* obtenue artificiellement quand les plantes sont arrivées à l'âge de dix-huit mois (bâche de droite). — Sur le gradin, floraisons de plantes adultes. (Cliché de M. Vacherot.)

minations délicates à l'abri des dangers qu'elles courent, Bernard contribuera à donner de l'essor à l'hybridation, qui constitue certainement ce que les horticulteurs éleveurs d'Orchidées ont fait de plus extraordinaire. Si l'on se rappelle qu'avec les anciens procédés ils sont cependant arrivés à fabriquer plus de 1500 *Cypripedium,* quels résultats plus inattendus encore n'obtiendront-ils pas lorsqu'ils auront bien en main l'outil dont Noël Bernard a su les doter ?

Costantin et Magrou.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

[*1*] Bernard (Noël), Évolution dans la symbiose (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e série, IX, 2, 14, 23, 1909).
[*2*] Bultel, Note sur la germination des graines d'Orchidées à l'aide du Champignon endophyte (*Journ. Soc. hort. France*, 4e série, XXI, 434, décembre 1920).
[*3*] Id. *Ibid.*, XXII, 330, séance du 13 octobre 1921.
[*4*] Costantin, *La Vie des Orchidées*, p. 109 à 119, p. 174 à 179.
[*5*] Costantin et Dufour, *Rev. gén. Bot.*, XXXII, 1920.
[*5'*] Costantin, *Bull. Mus.*, 1921, p. 425.
[*6*] Huber (Bruno), Zur Biologie der Torfmoororchidee *Liparis Lœselii* Reichb. (*Sitzungsb. d. Akad. Wiss. Wien*, Abt. I, Bd. CXXX, 8-9 Heft, 1921).
[*7*] Knudson (Lewis), Non symbiotic germination of Orchid seeds (*Bot. Gazette*, LXXIII, 1-25, 3 fig., 1922).
[*8*] *Orchid Review*, XXX, nº 345, 78, mars 1922.
[*9*] Pavillard, *Rev. scientif.*, 20 avril 1912.
[*10*] Rambottom, *Orchid Review*, XXX, 78.
[*11*] Wahrlich, *Bot. Zeit.*, XLIV, 1886.

Note ajoutée pendant l'impression (Voir p. xxi, 4e ligne). — On peut cultiver le Champignon d'un Lichen sans Algue, et il ne viendrait à l'esprit de personne l'idée qu'on a ainsi obtenu un Lichen.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5066-22. — Corbeil. Imprimerie Crété.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01540 9402